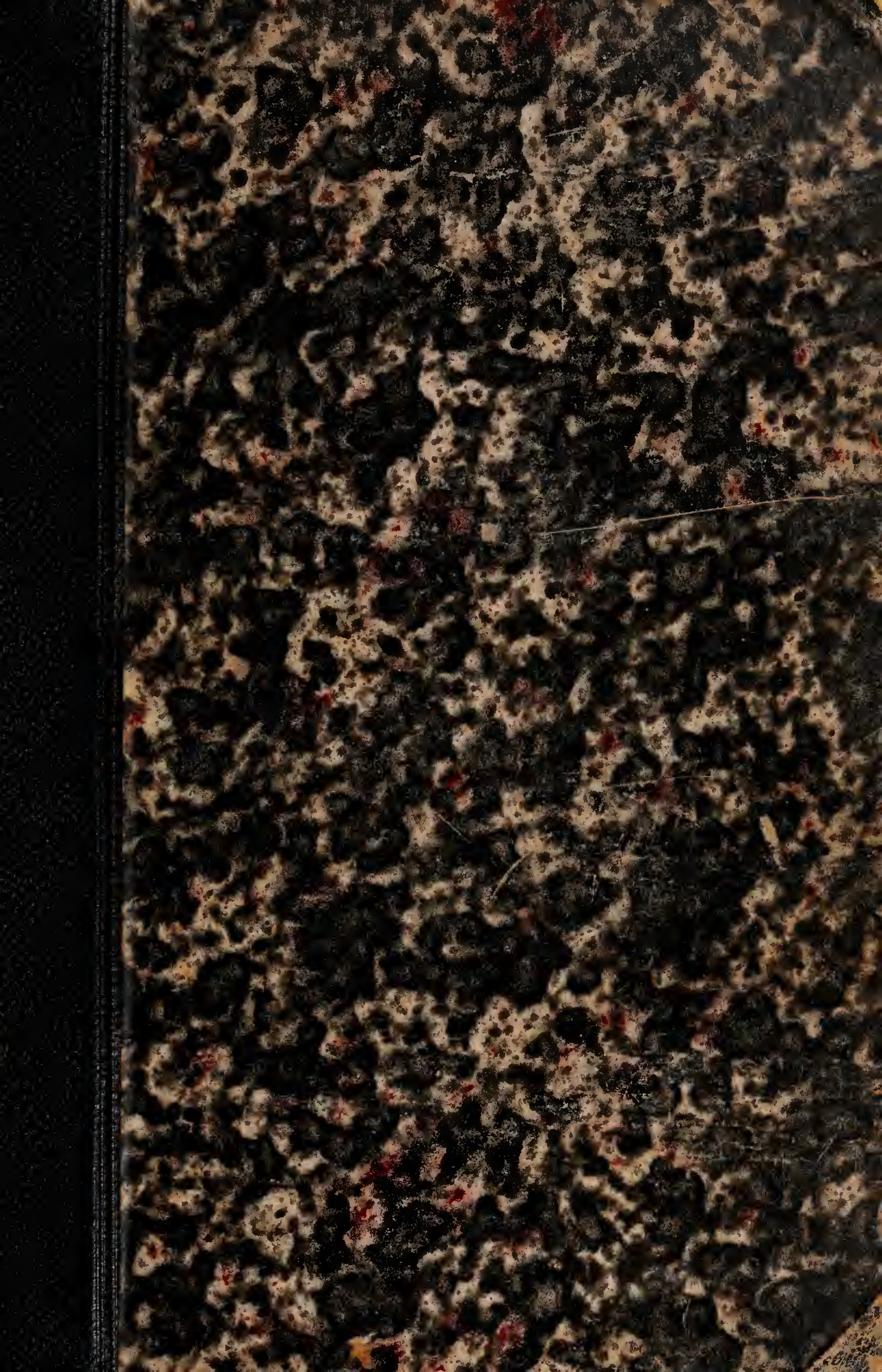


EXPERIMENTAL-ZOOLOGIE.

EINE ZUSAMMENFASSUNG DER DURCH VERSUCHE ERMITTELTEN GESETZMÄSSIGKEITEN TIERISCHER FORMEN UND VERRICHTUNGEN

VON

DR. PHIL. HANS PRZIBRAM,

A. Ö. PROFESSOR FÜR EXPERIMENTELLE ZOOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT, LEITER DER BIOLOGISCHEN VERSUCHSANSTALT DER KAISERL. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN IN WIEN.

5.

FUNKTION
(VERRICHTUNG).

LEIPZIG UND WIEN.
FRANZ DEUTICKE.
1914.

FUNKTION.

EINE ZUSAMMENFASSUNG DER DURCH VERSUCHE ERMITTELTEN GESETZMÄSSIGKEITEN TIERISCHER

VERRICHTUNG

(AUSÜBUNG, WECHSELWIRKUNG, ANPASSUNG).

VON

DR. PHIL. HANS PRZIBRAM,

A. Ö. PROFESSOR FÜR EXPERIMENTELLE ZOOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT, LEITER DER BIOLOGISCHEN VERSUCHSANSTALT DER KAISERL. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN IN WIEN.

MIT 12 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN.

LEIPZIG UND WIEN.
FRANZ DEUTICKE.
1914.

Verlags-Nr. 2231.

Druck von Rudolf M. Rohrer in Brünn.

Vorwort.

Mit den bereits früher erschienenen vier Bänden meiner „Experimental-Zoologie“ (1. Embryogenese, 2. Regeneration, 3. Phylogenese inklusive Heredität, 4. Vitalität) waren jene Gebiete erschöpft, deren ausführlichere Darstellung die Veranlassung dazu geboten hatte, an Stelle einer Neuauflage meiner „Einleitung in die experimentelle Morphologie“ (Deuticke, 1904) ein Handbuch erscheinen zu lassen, welches die bisherigen Erfolge der experimentellen Behandlung zoologischer Probleme sammelt und ordnet.

Nun führt uns die Erforschung der Ursachen, welche die Formen der organischen Welt hervorbringen, stets an die Probleme des Zusammenarbeitens der verschiedenen Teile eines Lebewesens heran, wobei diesen verschiedenen Teilen eine für die Erhaltung oder das Wohlergehen des Tieres verschiedene „Funktion“ zufällt.

Mit den Verrichtungen der einzelnen Teile des Tierkörpers beschäftigt sich aber gewohnheitsgemäß nicht mehr die Morphologie, sondern die Physiologie. Niemand wird in einer „Experimental-Zoologie“ die Beschreibung der normalen Funktion verschiedener Organe bei den verschiedenen Tieren suchen, wie sie die vergleichende Physiologie betreibt; auch jene Experimente, welche die Physiologen an ausgeschnittenen Präparaten ausführen, um bequemer die Funktion isolierter Teile zu studieren, liefern zwar wertvolles Material zur Kenntnis der einzelnen Mechanismen, wie es in der Morphologie die Zootomie und Histologie tun, gestatten uns aber keinen wesentlichen Einblick in das Zusammenarbeiten, welches den Gesamtorganismus kennzeichnet.

Hingegen gibt es Gebiete der modernen Physiologie, welche Experimente an lebenden, ganzen Tieren in ähnlicher Weise zur Aufdeckung ursächlicher Zusammenhänge zwischen funktionellen und morphologischen Erscheinungen verwerten, wie es die experimentelle Morphologie tut.

Es schien mir daher schon beim Entwurfe zur „Experimental-Zoologie“ geboten, noch auf diese Grenzgebiete der Morphologie und Physiologie bedacht zu sein und einen fünften Band der Funktion, ihrer Wechselwirkung und Anpassung einzuräumen. Schon im Titel „Experimental-Zoologie“ kam gegenüber der „Einleitung in die experimentelle Morphologie“ zum Ausdrucke, daß nicht bloß die Morphologie, sondern auch die Physiologie mit ihren für die Zoologie wichtigen Experimenten zur Sprache kommen sollte.

Die Auswahl der betreffenden Gebiete ist schon aus dem Inhaltsverzeichnis ersichtlich.

Die Literatur wurde bis Ende 1913 (in Fußnoten einschließlich einiger 1914 erschienenen Abhandlungen) berücksichtigt.

Wien, Pfingsten 1914.

Hans Przibram.

Inhalt.

Einleitung.

Rekapitulation vergleichender Physiologie.

Das Wort „Funktion“ wird in sehr verschiedener Weise gebraucht. In der Mathematik bezeichnet es die Abhängigkeit einer Größe von einer andern, in der Physik analogerweise die Abhängigkeit einer Erscheinung von den einwirkenden Faktoren schlechthin.

Eine zweite Bedeutung von Funktion ist „Ausübung einer Tätigkeit“; so spricht man von der Funktion eines Vulkans oder Geysers, von funktionierenden Organen im Gegensatze zu nicht funktionierenden oder überhaupt „funktionsunfähigen“, rudimentären Organen bei Lebewesen.

In der Physiologie und Biologie bezeichnet das Wort außerdem aber noch die Rolle, welche den einzelnen Bestandteilen des Organismus bei dem Zusammenarbeiten an den Erfordernissen des Lebewesens zukommt; in ähnlicher Bedeutung wird das Wort von der Maschinentechnik verwendet.

Während uns bei den Maschinen das angestrebte Ziel des Zusammenarbeitens, mithin auch die Zweckmäßigkeit der einzelnen Funktionen bekannt ist, sind wir bei der Übertragung dieser Bedeutung von „Funktion“ auf die Lebewesen oftmals nur auf Vermutungen angewiesen. Gewöhnlich wird als Ziel der Verrichtungen die Erhaltung der einzelnen Teile des Tierkörpers, des ganzen Tieres, der Tierart oder auch der Fauna und Flora in ihren Wechselbeziehungen angesehen.

Nach der Art der ausgeübten Tätigkeit können wir bei den Lebewesen drei große Gruppen von Funktionen unterscheiden: die Sinnesfunktionen, die Bewegungsfunktionen und die Ernährungsfunktionen (wobei wir den letzteren auch die Sekretion und Formbildung zurechnen wollen).

Diese Funktionen sind im Tierkörper meist derart verknüpft, daß ein einwirkender Faktor in jeder der drei Gruppen bestimmte Reaktionen hervorruft; wir wollen dann die betreffenden Erscheinungen in jener Gruppe von Funktionen besprechen, welche in der betreffenden Erscheinung am meisten hervortritt.

Als typisches Beispiel eines Erscheinungskomplexes, der vorwiegend die Sinnesfunktion betrifft, wollen wir zunächst den Zusammenhang zwischen Licht und Gesicht, Farbe und Farbwechsel betrachten.

Uns allen ist das Auge als Organ zur Aufnahme von Licht- und Farbeindrücken geläufig. Entfernen wir uns in der Tierreihe immer mehr von den Säugetieren, so treffen wir auf verschieden gebaute Augen oder Lichtperzeptionsorgane, bis wir endlich bei sehr niedrig organisierten Formen auf Tiere stoßen, die entweder überhaupt nicht auf Licht reagieren oder doch keine besonders spezialisierten Organe hierfür zu besitzen scheinen.

Der Eindruck, welchen hier das Licht hervorzurufen imstande ist, wird bloß aus Bewegungsreaktionen erschlossen oder in Veränderungen der Stoffwechselprodukte im Lichte gegenüber der Finsternis erblickt. Auch bei den Wirbeltieren beruht die erste Aufnahme des Lichtreizes in der chemischen Veränderung des „Sehpurpurs“ und anderer lichtempfindlicher Stoffe des Auges.

Die Zersetzung der lichtempfindlichen Stoffe ist also eine Funktion des Lichtes in der ersten (von den Mathematikern und Physikern gebrauchten) Bedeutung des Wortes; die Umsetzung des Lichtreizes in eine chemische Veränderung ist die Funktion der den Sehpurpur ausscheidenden Sehzellen, das Wort Funktion hier in der zweiten Bedeutung gleich „Ausübung einer Tätigkeit“.

Aus dem Augenmangel vieler Höhlen- und Tiefseetiere hat man schon lange den Schluß gezogen, daß auch die Entstehung oder wenigstens Erhaltung anderer Teile des Auges, z. B. der Linse, eine Funktion des Lichtes ist, wofür wir experimentelle Beweise vorfinden werden; die Funktion der Linse beruht in der zur Bildentwerfung geeigneten Strahlenbrechung des Lichtes. Sowohl die Bleichung des Sehpurpurs als auch die Bildentwerfung durch die Linse gehen ohne Zusammenhang mit dem ganzen Tiere vor sich und ebenso funktionieren andere lichtempfindliche Stoffe (etwa photographische Platten), respektive lichtbrechende optische Apparate (etwa Glaslinsen).

Im Körper des lebenden Tieres belassen haben aber die Teile des Auges noch eine für die Erhaltung und das Wohlergehen des Tieres wichtige Rolle, welche sie, außer Zusammenhang mit anderen Organen, namentlich dem Zentralnervensysteme, auszuüben nicht in der Lage sind. Es ist die Funktion der das Auge zusammensetzenden Teile, die Perzeption des Lichtes dem Tiere zu ermöglichen und dann wieder die Rolle der empfangenden Nervensysteme die perzipierten Eindrücke zur Ausführung von Bewegungen zu verwerten, welche dem Tiere von Nutzen sein können oder wenigstens erscheinen.

Hier ist also von Funktion in der dritten Bedeutung, der Rolle für ein bestimmtes Zusammenarbeiten, die Rede. Zugleich erkennen wir die Verknüpfung der verschiedenen Funktionen: indem der Lichtperzeption eine Bewegungsfunktion folgen kann, die entweder in der Bewegung des ganzen Tieres (z. B. bei der Phototaxis; vgl. Exp.-Zool., Band IV, Kapitel VII/7) oder einer solchen einzelner Teile besteht. In letzterer Beziehung ist wieder der Farbwechsel mancher Tiere in seiner Beeinflussung durch die Farbwahrnehmung Gegenstand zahlreicher Beobachtungen und in den letzteren Jahren auch wichtiger Experimente. Besteht doch der Farbwechsel in den meisten Fällen auf der Zusammenziehung oder Ausdehnuug farbiger Hauteinschlüsse, den sogenannten Chromatophoren. Diesem „physiologischen“ Farbwechsel, welcher meist rasch in beiden Richtungen abgeändert werden kann, steht aber ein „morphologischer Farbwechsel“ gegenüber, der nicht in der momentanen Verschiebung von Farbstoffen, sondern in der Erzeugung oder dem Schwunde solcher seinen Grund hat und demgemäß langsamer vor sich zu gehen und manchesmal zu einem dauernden Zustande zu führen pflegt. Wir haben es mit einer Ernährungsfunktion zu tun, welche den Bildungszellen zukommt, aber auf indirektem Wege vermittelst des Nervensystems durch äußere Faktoren eine Abänderung erfahren kann.

Sinnes-, Bewegungs- und Ernährungsfunktionen greifen also schon in diesem Beispiele enge ineinander.

Aber auch ohne die außerhalb des Auges liegenden Organe heranzuziehen, läßt sich die Verknüpfung der drei Funktionsgruppen dartun: die farbstoffführenden Zellen des Auges haben ein autonomes Nervensystem, das ihnen die zur Adaptation des Auges an hell und dunkel notwendige Bewegung ermöglicht, und anderseits ist die Wiederherstellung des zerstörten Sehpurpurs eine

automatische Folge der stets im Körper vor sich gehenden Stoffwechselprozesse, also eine Ernährungsfunktion im weitesten Sinne.

Während direkte Beobachtungen und Versuche an einzelnen Organen, welche vom Tiere abgetrennt noch in überlebendem Zustande erhalten werden können, uns über manche Funktionen zu unterrichten im stande sind, ist es anderseits gerade das Verhalten des eines einzelnen Organs beraubten, aber sonst intakt gebliebenen Tieres, welches uns weitere Aufklärungen über die Rolle eines Organs im Konzerte der übrigen zu geben imstande ist.

Diese Wechselwirkung der verschiedenen Organe ein und desselben Tieres aufeinander kommt, soweit wir wissen, in einer dreifachen Weise zustande.

Das **erste** allbekannte Mittel zur wechselseitigen Beeinflussung von Organen besitzen die meisten Tierkörper in der nervösen „Reizleitung“, welche Folgen des erlittenen Zustandes eines Aufnahmsorgans zu Verrichtungen an einer weit entfernten Körperstelle verwenden kann.

Zweitens stehen viele Gebilde, namentlich einander homologe der beiden Körperseiten, in einem derartigen Zusammenhange, daß die Quantität des einen durch die An- oder Abwesenheit des Partners modifiziert wird; diese „kompensatorischen“ Funktionen sind in ihrer Ursache noch nicht ganz klargestellt, es spielt aber sicherlich die Blutversorgung und das gestörte hydrodynamische Gleichgewicht die größte Rolle.

Drittens können Organe mittelst chemischer Sekrete andere Körperteile beeinflussen; diese Funktion wird als „Innere Sekretion“ bezeichnet.

Neben der Ausübung solcher Tätigkeiten, für welche der Tierkörper unter ungeänderten äußeren Bedingungen Organe besitzt und der Funktion dieser Organe für wechselseitige Beeinflussung innerhalb desselben Körpers, ist das Tier noch durch eine Reihe weiterer Funktionen ausgezeichnet, welche in der Anpassung an sich ändernde Bedingungen der Außenwelt ihren Ausdruck finden. Hiebei ist unter Außenwelt alles zu verstehen, was nicht dem Tierkörper selbst angehört, namentlich auch die geänderte Richtung oder Stärke oder Modalität eines eingreifenden äußeren Faktors, welcher zu einer bestimmten Organgruppe in besonderer Beziehung steht. Die geänderte Beanspruchung bestimmter Teile des Organismus, welche wiederum zu einer günstigeren Ausbildung

dieser Teile führen kann, wird als „funktionelle Anpassung“ bezeichnet.

Eine dritte Gruppe von Anpassungen bezieht sich auf die durch den klimatischen Wechsel der Jahreszeiten sich ergebenden Erfordernisse für die Erhaltung mancher Tierarten. Der Wechsel im Aufenthalte larvaler und metamorphosierter Stadien, parthenogenetischer und geschlechtlicher Generationen, die Ausbildung von Sommer- und Wintereiern, das veränderte Aussehen von Bruten verschiedener Saison bieten hiefür zahlreiche, experimentell zugängliche Beispiele.

Endlich müssen wir noch einer Gruppe von Anpassungen gerecht werden, welche sich nicht auf bestimmte Organe und auch nicht auf bestimmte klimatische Verhältnisse bezieht, sondern den ganzen Tierkörper zu durchdringen und auf alle äußeren Faktoren zu reagieren scheint. Es ist dies das Eintreten der Immunität für solche Grade äußerer Faktoren, welche bei plötzlicher Einwirkung schädlich, ja tödlich wirken. Solche Immunität tritt bei allmählicher Gewöhnung an steigende Grade des äußeren Faktors ein, geht aber nur bis zu einer gewissen Grenze. Wir sind gewöhnt, den Ausdruck Immunität sogleich mit dem Begriffe der Bildung von Schutzstoffen gegen eindringende Bakterien oder deren Gifte zu verbinden, doch bewahrt die weitere Fassung des Begriffes, seine Ausdehnung auch auf die erworbene Resistenz gegen andere äußere Faktoren vor einem Übersehen, daß die „Gewöhnung“ durch Erleiden geringer Dosen nicht bloß an bakterielle, sondern auch an andere Gifte, und nicht bloß an chemische, sondern auch an mechanische, osmotische, thermische oder noch andere Einflüsse stattfinden kann.

Schon während der Eingewöhnung pflegen Reaktionen des Tierkörpers anzuzeigen, daß die Gewöhnung nicht mühelos, sondern unter Kraftanstrengung vor sich geht, vorübergehende Ermüdungen, bei den Warmblütern auch abnormale Temperaturen begleiten öfters den Anpassungsprozeß.

Außer plötzlicher Überanstrengung in bezug auf den Widerstand gegen einen drohenden äußeren Faktor ist aber auch die dauernde Beanspruchung durch einen noch aushaltbaren Grad imstande, den Organismus in einen derartigen Erschöpfungszustand zu versetzen, daß nunmehr eine sehr geringe Steigerung des Einwirkungsgrades schädlich, ja tödlich werden kann, eine Erscheinung, welche als „Anaphylaxie“ in der Immunitätslehre bekannt ist.

Die äußeren Faktoren, auf welche die Organismen reagieren oder welcher sie sich zur Modifikation ihrer Bewegung und Formbildung bedienen, können wir in drei Gruppen einteilen:

A. Licht und analoge Schwingungen kleiner Wellenlänge und großer Geschwindigkeit;

B. Erschütterungen mechanischer Natur einschließlich der Schallwellen;

C. Chemismen wirksamer Molekularkonstitution.

Wenn wir in jeder dieser Gruppen *a*) die Aufnahmsfähigkeit der Tiere für die betreffenden äußeren Reize einerseits, *b*) die am Tierkörper auftretenden Wechselwirkungen und *c*) die Anpassung der Tiere an den Faktor behandeln wollen, so ergibt sich für unseren Band eine Disposition in neun Kapitel, wobei die Behandlung des Geschlechtsproblems (Sexualität) die Zerlegung des vorletzten Kapitels in eine Reihe von Abschnitten notwendig machen wird.

Während, wie schon früher erwähnt, in der Gruppe des Lichtes hauptsächlich die Sinnesfunktion hervortritt, ist die Gruppe der Erschütterung und des Schalles vornehmlich den Bewegungsfunktionen gewidmet, während die Ernährung sich von selbst in die Gruppe der Chemismen verweist.

(Zur Ergänzung der hier nicht oder bloß flüchtig behandelten Fragen der vergleichenden Physiologie sei das im Erscheinen begriffene Handbuch von Winterstein empfohlen vgl. auch Lit.-Verz. I.)

I. Kapitel.

Licht- und Farbunterscheidung (Photorezeption).

Die Empfindungen, die durch das einfallende Licht hervorgerufen werden, bezeichnen wir als Farben. Dies gilt zunächst für das farbentüchtige Individuum; es gibt aber auch eine Reihe von Individuen der menschlichen Art, die nicht imstande sind Farben zu unterscheiden: total Farbenblinde und solche, die nicht imstande sind gewisse Farben voneinander zu unterscheiden: teilweise Farbenblinde. Wenn wir nach den Empfindungen selbst die Farben konstatieren, so dürfen wir zunächst nicht daran denken, diesen Vorgang auf physikalische Grundlagen zurückzuführen, da wir sonst einen Faktor in das Gebiet der Empfindungen tragen würden, der diesem ganz fremd ist.

Schon von Leonardo da Vinci wurden sechs Hauptfarben unterschieden: Weiß, Schwarz, Rot, Grün, Gelb und Blau, eine Einteilung, die auch den einfachen Menschen stets geläufig ist. Aus diesen Hauptfarben lassen sich durch entsprechende Mischungen alle übrigen Farben, entweder als spektrale Mischfarben zusammensetzen, wie Rot und Gelb zu Orange, Rot und Blau zu Violett usw., oder aber als sogenannte verhüllte Farben, indem dieselben mit Weiß oder Schwarz gemischt werden, wobei man zu Farben gelangt, die in dem vom Prisma erzeugten Spektrum nicht vertreten sind (vgl. Hering, 1878, 1911).

Betrachten wir ein Spektrum und fragen uns, wodurch die verschiedenen Empfindungen, die diese Spektralfarben in unserem Auge hervorrufen, bedingt sind, so antwortet uns zunächst der Physiker, daß dies auf Lichtwellen verschiedener Wellenlänge zurückzuführen ist; die Lichtwellen der roten Seite des Spektrums sind langwellig, die auf der violetten kurzwellig. Damit kann sich aber der Physiologe nicht begnügen; er muß sich fragen, wie so kommt es, daß diese Strahlen in dem Auge so aufgenommen

werden, daß sie daselbst eine Umformung erleiden und physiologische Prozesse auslösen? Die zunächst liegende Erklärung ist durch die Theorie von Young und Helmholtz gegeben worden, welche annahmen, daß sich im Auge Nerven befinden, die in verschiedene Fasern zerfallen, von denen jede Faser nur eine bestimmte Farbe zu empfinden imstande ist, und daß es hauptsächlich darauf ankommt, welche von diesen Fasern gereizt wird. Diese Theorie gibt aber nicht viel mehr als eine Umschreibung der Tatsache, daß wir eben imstande sind, an verschiedenen Stellen verschiedene Farben wahrzunehmen. Sie geht sogar zu weit, indem sie annimmt, daß an einer bestimmten Stelle immer nur eine Farbe wahrgenommen werden kann. Wir können aber den durch das Licht im Auge hervorgerufenen Zustand noch, ehe es zur Umformung im Nerven kommt, einer weiteren Analyse unterziehen, wenn wir nämlich das Auge [I, 1] mit Apparaten vergleichen, die dazu dienen, Bilder der Außenwelt zu fixieren, also mit photographischen Apparaten. Vergleichen wir das Wirbeltierauge mit der photographischen Kamera [I, 2], so können wir die verschiedenen Teile desselben mit entsprechenden Teilen der Kamera in Analogie setzen: der hinteren Augenkammer entspricht die eigentliche photographische Kammer, der Augenlinse die Linse des Apparates, dem Akkommodations- der Ausziehapparat, und der lichtempfindlichen Netzhaut die photographische Platte. Damit können wir einen Vergleich ziehen zwischen der Empfindung des Lichtes überhaupt und der Umsetzung der einfallenden Lichtstrahlen in chemische Energie.

Wir können aber trotzdem noch nicht den im Auge zustande kommenden Vorgang damit in Parallele setzen, da die verschiedenen Farben verschieden auf das Auge einwirken, während der gewöhnlichen photographischen Platte das Vermögen, Farben zu unterscheiden, abgeht; sie kann nur quantitative Unterschiede wiedergeben und es läßt sich nicht erkennen, von welcher Wellenlänge die zu beobachtende Veränderung bewirkt wurde. Darsens (1895) hat zuerst darauf hingewiesen, daß die farbenphotographische Methode wie sie, zuerst von Lippmann (vgl. Valenta 1894) angewendet worden ist, um farbige photographische Aufnahmen zu erzielen, eine weitere Vervollständigung der Analogie zwischen photographischen Apparaten und dem farbentüchtigen Auge bedeutet (später hat Raehlmann 1907 ähnliche Gedanken geäußert). Der Unter-

schied zwischen einer gewöhnlichen Aufnahme und einer Aufnahme mit einer farbenempfindlichen Platte besteht darin, daß 1. hinter der farbenempfindlichen Platte eine spiegelnde Fläche aufgestellt wird, 2. daß eine körnchenlose lichtempfindliche Substanz verwendet wird. Der Zweck dieser notwendigen Ergänzung ist der: denken wir uns irgend einen kleinen Ausschnitt der Platte stark vergrößert wiedergegeben, so ist in Figur I, 2 *a* die spiegelnde Fläche schwarz, die körnchenlose lichtempfindliche Substanz weiß gezeichnet. Wir wollen nun annehmen, daß homogenes Licht einfällt; dieses gelangt an die spiegelnde Fläche und wird nun in sich selbst zurückgeworfen, so daß es zur Bildung stehender Wellen kommt. Diese sind dadurch ausgezeichnet, daß in bestimmten Punkten keine Schwingungsbäuche ausgebildet sind, welche Punkte als Knotenpunkte bezeichnet werden. Zwischen diesen Punkten ist die stehende Welle in äußerst heftiger Bewegung begriffen. Da die chemische Umsetzung proportional der Schwingungsweite ist, so wird dieselbe am Schwingungsbauch [gelb gezeichnet] am stärksten, am geringsten an den Knotenstellen der Welle sein. Die Folge davon ist, daß überall, wo die chemische Umsetzung der sensibeln Bromsilberplatte erfolgt, Silberteilchen ausgeschieden werden; es kommt also zur Ausbildung von Lamellensystemen, in welchen die Entfernung der einzelnen Lamellen durch die Entfernung zweier Schwingungsbäuche, also durch die halbe Wellenlänge gegeben ist. Ein Lichtstrahl von bestimmter Wellenlänge hat also in der Platte die Entstehung einer bestimmten Struktur bedingt. Ein nächster einfallender Lichtstrahl findet nicht mehr die nämlichen Verhältnisse vor, wie vor der Veränderung. Tritt ein Lichtstrahl von gleicher Wellenlänge ein, so wird dieser an den Punkten, wo sich das Silber abgeschieden hat, auch wieder reflektiert werden und wieder in das Auge eines außenstehenden Beobachters gelangen, der nun dasselbe Licht wahrnimmt, das jene chemische Veränderung und jene Struktur bedingt hat (vgl. Zenker 1867). Tritt ein Lichtstrahl von verschiedener Wellenlänge ein, so wird er teilweise nach rückwärts austreten und nur zum geringen Teil reflektiert werden. Wir haben nun in unserem Auge eine solche Vorrichtung, die die Erzeugung stehender Wellen im Auge veranlaßt. Bei manchen Tieren handelt sich um eine direkt sichtbare spiegelnde Fläche, ein sogenanntes Tapetum, das sich an der Augenhinterwand befindet (vgl. Heß 1911

Tapetum; die Fluoreszenz in den Augen der Insekten und Krebse kann diese Tiere zur Reaktion auf ultraviolettes Licht veranlassen — Heß 1911 *Fluoreszenz*). Beim Menschen befindet sich ein schwarzes Pigment an der Hinterwand, welches ebenfalls die Spiegelwirkung begünstigt, indem es eine diffuse Verteilung des Lichtes im Innern verhindert. Unter dem Einfluß starken Lichtes wandert in den Augen das Pigment vor, so daß es auch seitlich der Stäbchen und Zäpfchen einfallende Strahlen absorbiert und so die einzelnen Sehpunkte isoliert (vgl. S. Exner 1891, Genderen-Stort 1887 [I, 1 *b*], Frisch 1908, Heß 1912). Im Dunkelauge [I, 1 *a*] werden die nervösen Netzhautelemente durch Rückwanderung des Pigmentes von ihrer photischen Isolation befreit, wodurch wohl die Möglichkeit der Ausbildung einer feinen Gitterstruktur entfällt und nunmehr die einzelnen Farben nicht mehr getrennt gesehen werden können. Die Anordnung der Augenschichten ist bei den Wirbeltieren eine solche, daß der Nerv, der sich bei den Wirbeltieren an der Innenseite des Auges befindet, stehende Wellen aufzufangen vermag, die sich in dem Raume zwischen Stäbchen und Zapfen befinden. In den Stäbchen selbst befindet sich eine lichtempfindliche Substanz, der sogenannte Sehpurpur, der sich bei Einwirkung des Lichtes zersetzt. Man hat schon lange diese Substanz mit der Umsetzung des Lichtstrahles zu chemischer Energie in Zusammenhang gebracht, besonders da die absorbierte Energiemenge der Ausbleichungsgeschwindigkeit des Sehpurpurs proportional ist (vgl. Lasareff 1913 m. Lit.), man könnte aber auch sehr wohl die Farbenwahrnehmung damit in Zusammenhang bringen, indem man annimmt, daß die stehenden Wellen keine einfache Zersetzung, sondern das Auftreten einer Lamellenstruktur bewirken. Verschiedene Wellenlängen würden das Auftreten dieser Gitterstrukturen an verschiedenen Stellen der Zäpfchen und Stäbchen hervorrufen und auf diese Weise die verschiedenen Farben isolieren. Es würde einer bestimmten Zäpfchenlänge die Möglichkeit einer bestimmten Farbenempfindung zukommen. Chemische Veränderungen lassen sich in belichteten Augen nachweisen, indem Säureindikatoren rascher von diesen entfärbt werden als durch Dunkelnetzhäute (Lodato 1902) und durch chemische unter dem Einfluß von Licht gebildete Stoffe Zapfenkontraktionen ausgelöst werden können (Dittler 1907). Nun ist es auch interessant, das gerade ein purpurfarbiger Farbstoff sich in der

Netzhaut vorfindet, denn die Purpurfarbe fehlt dem Spektrum. Sie entsteht nämlich dadurch, daß das spektrale Rot mit dem Violett gemischt wird. Weiters aber befindet sich jene Stelle des Spektrums, die dem normalsichtigen Auge am intensivsten erscheint, zwischen Gelb und Gelbgrün, also jener Stelle die sich mit Purpur als komplementär erweist. Es ist nun wieder eine in der Photographie bekannte Tatsache, daß Stoffe, von bestimmter Färbung die photographische Platte für Licht von jener Wellenlänge empfindlicher macht, die in unserem Auge die Komplementärfarbe zur Empfindung bringt. Es stimmt also sehr gut zur farbenphotographischen Theorie, daß wir gerade die zum Purpur komplementäre Stelle des Spektrums als am hellsten empfinden; bei Vorkommen anderer „Sensibilisatoren“ könnte die Helligkeitskurve ganz anders erscheinen.

Wir dürfen nicht ohne weiteres die an Menschen und einigen Säugern gewonnenen Ergebnisse auf die übrigen Tiere anwenden. Während Dressurversuche an weißen Ratten (Lashley 1912) und Hühnern (Bingham 1912) zeigten, daß beide Tierarten Größen- und Formenunterschiede von Zeichen, welche den Ort des Futters verrieten, bald zu erkennen lernten, konnten weiße Ratten und belgische Kaninchen zwar Grün, nicht aber Rot als ein solches Zeichen unterscheiden (Watson, J. u. M., 1913) und die weißen Ratten reagieren überhaupt mehr auf den Helligkeitswert namentlich bei Verwendung roten Lichtes als auf den Farbton (Washburn und Abbott 1912). Heß (1907) stellte ferner Versuche mit Hühnern an in der Art, daß er in einem sonst dunkeln Raum längs eines Spektrums Reiskörner streute und nun die Hühner hinzutreten ließ und beobachtete, welche von den Körnern zuerst aufgepickt wurden. Es ist zu erwarten, daß die Tiere zuerst jene Körper auffressen werden, die sie am besten sehen. Es zeigte sich nun, daß die Hühner die in jenen Teil des Spektrums, der zwischen die Linien *B* und *F* zu liegen kommt, gestreuten Körner aufpickten [I, 4]. Die außerhalb dieser Zone gestreuten Körner wurden überhaupt nicht gefressen, während der Mensch sehr deutlich die im Blau und Rot liegenden Körner sehen kann. Es scheint also tatsächlich das Huhn die Farben nicht so zu sehen, wie sie der Mensch sieht. Es fehlt ihm die Fähigkeit die Farben hinter dem Grün oder Blaugrün zu erkennen. Es ist nun interessant, daß die Hühner und andere Vögel (z. B. Tauben) in ihrer Retina vor

der Pigmentschicht verschieden gefärbte, größtenteils orangefarbige Kugeln eines öligen Körpers eingelagert haben [I, 3] und Heß erklärt wohl richtig aus dieser Tatsache die Unfähigkeit der Hühner im Blau zu sehen; das Sehvermögen der Hühner entspricht dem eines Menschen, der sich eine orange gefärbte Glasscheibe vor die Augen hält, in demselben Moment verschwinden die dem Orange komplementären Farben und es erscheinen dem Auge nun nur jene hell, die durch das Glas hindurchgelassen werden. So sehen wir, daß sich schon die Vögel und Reptilien anders verhalten wie ein normalsichtiger Mensch; es fehlt ihnen die Empfindung für das ganze blaue und violette Ende des Spektrums.

Alle untersuchten Tagvögel, nämlich außer Huhn und Taube auch weiße Dohlen, Bussard und Turmfalke, zeigten eine maximale Pupillenreaktion bei Beleuchtung des Auges mit Orange oder Gelb, hingegen war das Maximum bei Ohreulen, welche bekanntlich Nachtvögel sind, im Gelbgrün bis Grün (Heß 1908).

Die Bedeutung dieses Unterschiedes wird sich bei der Besprechung des Gesichtssinnes der Fische von selbst ergeben.

Ähnlich den Tagvögeln verhalten sich Schildkröten, doch ist für sie im Vergleiche zum Huhn ein dunkleres, mehr ins rötliche gehende Glas zur Nachahmung mit unserem eigenen Auge zu verwenden; als Reaktion diente das Schnappen nach vorgehaltenen gefärbten Fäden (Heß 1910 *Reptilien*).

Im Gegensatze zu den Vögeln und Reptilien sollen Frösche, deren Kaulquappen und Kröten das Spektrum nach beiden Seiten ebensoweit wahrnehmen wie der Mensch (Heß 1910 *Reptilien*).

Ganz anders als die taglebenden Säuger, Vögel, Reptilien und Amphibien verhalten sich nach Heß alle Fische, auch solche, welche ans Licht zu kommen gewohnt sind.

Heß (1909) stellte einen Trog mit jungen Fischen, und zwar mit Atherina hespetus, in einem Spektrum auf und fand, daß die Fische, die sonst immer zur hellsten Stelle hinschwammen, sich auch im Spektrallicht an einer bestimmten Stelle ansammelten; diese Stelle war nun nicht jene, die für uns am hellsten erscheint, sondern eine im Grün liegende Stelle [I, 5]. Es liegt also das Maximum der Intensität für die Wirksamkeit der Spektralfarben für Fische nicht an derselben Stelle wie für das normalsichtige menschliche Auge. Es liegt eine interessante Parallele darin, daß unser eigenes Auge in der Dunkeladaption auch das

Helligkeitsmaximum nicht im Gelb hat, sondern daß dieses gegen das Grün hin verschoben erscheint; es verhält sich dann unser Auge ähnlich wie das der Fische. Noch interessanter ist die Tatsache, daß bei Totalfarbenblinden das Helligkeitsmaximum des Spektrums im Grün und nicht im Gelb gelegen ist [I, 6]. Heß schloß aus dieser Analogie, daß diese Fische und die anderen von ihm untersuchten (Mugil, Alburnus, Phoxinus — Heß 1911 *Physiologie**), total farbenblind seien.

Darauf kann man Heß aber entgegnen, daß dies dadurch nicht bewiesen ist, denn erstens liegt auch für das im Lichte farbentüchtige Auge des Menschen bei Dunkeladaption das Helligkeitsmaximum im Grün und zweitens beweist der Umstand, daß sich die Fische in einem Punkte so verhalten wie ein Totalfarbenblinder noch nicht, daß sie dies in allen das Farbensehen betreffenden Punkten tun. K. v. Frisch (1913 *Fische, Farben*) dressierte Pfrillen, Phoxinus, an safran- oder lithiumkarmingefärbtes Fleisch und beobachtete, daß die so an Gelb oder Rot gewöhnten Fische an ebenso gefärbte, von außen an die Gefäßwand angelegte Farbflecke zuschwammen, nicht aber auf graue Flecke größerer oder geringerer Lichtintensität. Auf gefärbte schwimmende Futterröhrchen ließen sich diese Fische ebenfalls dressieren, und zwar wurde Rot und Gelb, sowie Blau oder Grün von Grau unterschieden, nicht aber Rot von Gelb.

Gehen wir nun zur Betrachtung eines ähnlichen Versuches, wie Heß ihn bei Fischen ausgeführt hatte, in welchen aber als Versuchsobjekt die kleinen Wasserflöhe oder Daphniden dienten. Wenn wir in einen kleinen Glastrog, in welchen von einer Richtung [von links in I, 7 *a*] Licht einfällt, einen Schwarm von Daphnien einbringen, so werden sich die Tiere bei einer bestimmten Lichtintensität diffus in dem ganzen Trog verteilen. Steigern wir nun die Lichtintensität, so wandern die Tiere von der Lichtquelle weg [I, 7 *b*], vermindern wir die Lichtintensität, so erfolgt eine Wanderung der Tiere zur Lichtquelle hin [I, 7 *c*]. Verwendet man nun statt des weißen Lichtes blaues Licht, so wandern die Daphnien von der Lichtquelle weg [I, 7 *d*]. Lassen wir aber orangerotes Licht einfallen, so wandern die Daphnien der Lichtquelle zu [I, 7 *e*]. Dies könnte nun zunächst so aussehen und

*) Neuerdings auch Weißfischchen: C. Heß, Untersuchungen zur Physiologie des Gesichtsinnes der Fische, Zeitschrift für Biologie, LXIII, 245, **1914**.

ist auch von Heß so erklärt worden, daß die blauen Strahlen von den Daphnien sehr stark empfunden werden, während die orangeroten Strahlen nur eine schwache Empfindung in den Tieren auslösen; denn blaues Licht wirkt ebenso wie starke, orangefarbiges Licht ebenso wie schwache Beleuchtung. Die Helligkeitswerte der verschiedenen Spektralfarben entsprächen bei den Wirbellosen (Daphnia — Heß 1909 *Wirbellosen*, D. u. Artemia — Heß 1911 *Physiologie*, 1913 *Krebsen*, Simocephalus — Erhard 1913, Mysis — Heß 1909 *Wirbellosen*, Balanus — Heß 1914*), B. u. Podopsis, Atylus; Musca, Coccinella, Chalcididae, Culex — Heß 1910 *Wirbellosen*, Culexlarven — Heß 1913 *Physiologie*, Hyponomeuta-Raupen — Heß 1909 *Wirbellosen*, Serpula — Heß 1914*); Loligolarven; Muscheln: Solen, Pholas, Psammobia, Cardium — Heß 1910 *Wirbellosen*).

Frisch und Kupelwieser (1913) fragten sich aber nun, wie sich die Daphnien verhalten, wenn wir zu weißem einfallenden Licht mittlerer Intensität noch eine rote Lampe hinzubringen, wodurch also die Lichtintensität noch erhöht wird. Nach dem oben Gesagten wäre zu erwarten, daß die Tiere nun von der Lichtquelle wegwandern, da ja die Intensität erhöht worden ist; es trat dies aber nicht ein, die Daphnien wanderten vielmehr dem einfallenden roten Lichte entgegen [I, 7 *e*]. Die Wirkung des roten Lichtes ist also nicht identisch mit der Wirkung von Licht geringer Intensität (über Netzhautströme vgl. Chatin 1881).

Ein analoger Versuch mit blauem Lichte hatte ein analoges Ergebnis, indem dieses die gleiche Wirkung ausübte, ob man nun die Intensität verminderte oder erhöhte; die Tiere wanderten immer von der blauen Lichtquelle weg [1, 7 d]. Damit wäre also von Frisch und Kupelwieser nachgewiesen, daß die Daphnien mindestens zwei Farbenkomplexe als Farben qualitativ zu unterscheiden vermögen.

Obzwar diese Versuche in sehr einfacher Weise dem Naturforschertage September 1913 in Wien demonstriert wurden und sich daselbst kein Einwand gegen dieselben erhob, so darf doch nicht verschwiegen werden, daß Heß die Richtigkeit der Versuche bezweifelt und die Verwendung von Spektren als einziger Lichtquelle verlangt.

*) C. Heß, Untersuchungen über den Lichtsinn mariner *Würmer* und Krebse, Pflügers Archiv, CLV, 421, **1914**, entgegen den Angaben von C. Hargitt 1906.

Eine solche Prüfung ist von A. Groß (1913) an verschiedenen Arthropoden durchgeführt worden und hat eine verschiedene Einwirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge unabhängig von den Helligkeiten ergeben. Zeuzeralarven und Imagines von Calliphora, Drosophila und Feltia wurden am meisten von Blau, weniger von Grün, Gelb, Rot beeinflußt; die Larven der Calliphora hingegen wurden am meisten durch Grün, dann erst durch Blau, Gelb, Rot beeinflußt. Periplaneta americana verhielt sich positiv phototaktisch gegen Blau, negativ gegen Grün und Gelb, indifferent gegen Rot.

Weitere Versuche hat Frisch (1913) zur Prüfung der Farbentüchtigkeit der Bienen ausgeführt.

Der Farbensinn der Insekten und der Bienen im besondern ist von vielen angenommen worden und man sah in den Blütenfarben direkt ein Anziehungsmittel für Insekten. Von anderen Seiten aber ist die Farbentüchtigkeit der Insekten bestritten worden. Die Versuche von Frisch schienen nun diese Frage definitiv zu entscheiden; Frisch befestigte auf einer größeren Fläche Rechtecke von grauer Farbe in den verschiedenen Abstufungen, deren Anordnung täglich geändert wurde. Zwischen dieselben wurde ein gelbes Feld eingeschaltet, das mit Honig bestrichen wurde, mit welchem die Tiere gefüttert wurden. Es zeigte sich nun, daß die Bienen, welche vorher gewöhnt worden waren auf Gelb den Honig zu finden, später auch dann das gelbe Feld aufsuchten, wenn sich kein Honig darauf befand [I, 8]. Frisch fand weiters, daß die Tiere Rot und Gelb voneinander unterscheiden konnten, Rot und Grün hingegen nicht; die Bienen sind demnach rotgrünblind. Er führte ferner Versuche mit genau gleichgeformten kreisringförmigen Flächen aus [I, *c*, *d*], nur daß bei der einen Fläche die linke Hälfte, bei der andern die rechte Hälfte gelb gefärbt war. Durch diese Versuche konnte er nun feststellen, daß die Bienen auch rechts und links voneinander zu unterscheiden vermögen, was relativ sicherlich eine hohe Leistung ist; ferner wurden auch Zeichnungen von Blütenformen [I, 8 *a*, *b*] unterschieden.

Heß (1913 *Bienen*) gelang die Dressur der Bienen auf bestimmte Farben nicht und er wirft Frisch vor, daß derselbe die Ansammlung von Bienen auf bestimmten Farben anstatt die Notierung markierter Bienen bei seinen Versuchen verwendet hat. Es ist mir nicht klar, wieso dies das positive Resultat Frisch's

erklären kann; wohl aber wäre es möglich, daß Frisch's Abstufungen von Grau nicht genügend zahlreich waren. Man müßte dann allerdings noch einen sehr feinen Sinn der Bienen für relative Helligkeiten annehmen.

Es gibt aber noch andere Methoden zur Untersuchung der Farbenwirkung auf Tiere beziehungsweise zur Prüfung ihrer Farbenempfindlichkeit. So z. B. ändert sich die Augenstellung der Daphnien, welche Rádl (1902) für verschiedene Helligkeiten beobachtet hatte, auch je nach der Farbe des einfallenden Lichtes (Frisch und Kupelwieser 1913) [I, 9*a*—*c*]. Ferner kann man die Helligkeit, welche eine bestimmte Farbe für ein Tier besitzt, wo dies möglich ist, aus dem Pupillenspiel erkennen. Die Pupille hat die Eigenschaft, sich bei einfallendem Lichte zu verengen, in der Dunkelheit sich zu erweitern; aus dem Grade der Pupillenweite läßt sich auf die Intensität des Lichtes schließen. Stellt man nun derartige Untersuchungen mit den Spektralfarben an und bestimmt jedesmal die Pupillenweite, so kann man ermitteln, welche von diesen Farben die größte Helligkeit für das betreffende Tier hat. Für die Cephalopoden [I, 10*a*—*c*] fand Heß (1910 *Wirbellosen*) auf diesem Wege ein Maximum der Helligkeit in Grün, woraus er wieder schloß, daß diese Tiere total farbenblind sind.

Mir scheint dieser Schluß, wie schon oben erwähnt wurde, zu weitgehend. In der Tat fand F. W. Fröhlich (1913) bei Versuchen an Eledone moschata, daß die bei verschiedenfarbiger Belichtung aus dem Augenganglion ableitbaren elektrischen Ströme verschiedene Frequenz aufweisen, während sich verschiedene Helligkeiten bloß in der verschiedenen Intensität des Stromes aussprechen. Rot und Gelb erzeugten Augenströme niedriger, Blau und Grün solche hoher Frequenz, was nach Analogie mit anderen Nervenströmen die ersteren Farben als „erregende", letztere als „hemmende" charakterisiert und auf den komplentären Charakter der beiden Gruppen hindeutet. Bei helladaptierten Augen nahm die Wirksamkeit aller Strahlengattungen ab, aber die kurzwelligen büßten mehr an Wirksamkeit ein als die langwelligen, daher das Spektrum dem Cephalopoden im Lichte gegen Rot zu verschoben erscheinen muß.

Verschiedenartige Reaktionen auf Licht sind im Tierreiche weit verbreitet; die Perzeption des Lichtes beruht auf photochemischen Prozessen;

zur Bildwahrnehmung müssen Linsen vorgeschaltet sein, zur Unterscheidung von Hell und Dunkel sind nicht einmal Augen notwendig; die Unterscheidung von Licht bestimmter Wellenlänge, d. h. von Farben, bedarf einer besonderen Ausbildung des lichtperzipierenden Apparates deren Verbreitung in den Tierreihen noch unentschieden bleiben muß, da Reaktionen auf verschiedene Helligkeiten leicht mit Farbunterscheidung verwechselt werden können.

II. Kapitel.

Licht- und Farbwechsel (Photokorrelation).

Wir haben uns nun über die Gesichtsempfindungen der Tiere im allgemeinen orientiert und ich möchte, ehe wir dieses Gebiet verlassen, noch die Wechselbeziehungen schildern, die zwischen dem Rezeptionsorgan für Lichtsinn, dem Auge und den übrigen Teilen des Körpers bestehen, indem das Auge für die Färbung vieler Tiere das ausschlaggebende Element ist. Viele Tiere besitzen die Fähigkeit, verschiedene Farben an ihrer Körperoberfläche anzunehmen. Dieser physiologische Farbwechsel hat namentlich unter den Crustazeen eine weitere Verbreitung und ist an einer kleinen Assel, der Idothea [II, 1] schon vor langer Zeit durch P. Mayer (1879), Matzdorff (1882), V. Bauer (1905) eingehend beschrieben worden. Dieses Tier lebt auf verschiedenem Untergrund in verschiedenen, nicht vollkommen fixierten Farbenvarietäten, deren Existenz zum Teil darauf beruht, daß die Tiere die Fähigkeit besitzen, bis zu einem gewissen Grade die Färbung der Umgebung anzunehmen. Geblendete Tiere verlieren diese Eigenschaft. Das Tier sieht also die Farben und stellt die Chromatophoren seines Körpers je nach der Farbe des Untergrundes durch einen von den Augen ausgehenden Reflex in einen bestimmten Kontraktionszustande ein; auf dunkelm Untergrund wird das Tier gleichfalls dunkel, d. h. die Chromatophoren expandieren sich; umgekehrt nimmt es auf

hellem Untergrund eine helle Färbung an, die Chromatophoren kontrahieren sich. Man hat sich gefragt, woran es im näheren liegt, daß eine solche Idothea, wenn man sie auf einen dunkeln Untergrund setzt, eine dunklere Färbung annimmt. Versuche von Bauer (1905) haben nun gezeigt, daß es sich dabei im wesentlichen darum handelt, welche Menge der Augenoberfläche von Licht beziehungsweise Dunkelheit getroffen wird; indem das Tier bei einem bestimmten Umfange der verfinsterten Partie des Auges mit Dunkelstellung, im anderen Falle aber mit Lichtstellung reagiert. Wenn Bauer bei einer solchen Idothea die untere Hälfte des Auges mit schwarzem Lack überzog, so nahm das Tier eine mittlere Helligkeit in der Färbung an. War die überzogene Oberfläche aber kleiner, so wurde das Tier licht, war sie größer, so wurde das Tier dunkel. Der Ort der Augenoberfläche, welcher dabei geschwärzt wurde, spielte keine Rolle. Bauer schließt daraus, daß das Tier nicht imstande ist, zu unterscheiden, daß gerade der Untergrund dunkel gefärbt ist, sondern es kommt nur auf die Größe des im Dunkeln befindlichen Areals des Auges an.

Dieser Farbwechsel der Idothea ist nun nicht so auffällig; die übrigen Crustaceen weisen diesbezüglich eine größere Mannigfaltigkeit auf, da sie eine größere Anzahl verschieden gefärbter Chromatophoren besitzen. Keeble und Gamble (1904) haben für Hyppolite [II, 2] festgestellt, daß die Chromatophoren ein eigenes Organsystem vorstellen und eine ganz bestimmte Verteilung aufweisen. Bei abnorm stark pigmentierten Tieren sieht man schon makroskopisch, wie die Chromatophoren an bestimmten Stellen lokalisiert sind, und daß durch die jeweilige Ausdehnung der einen oder der anderen der eben herrschende Färbungszustand zustande kommt. Außerdem findet sich noch ein diffus verbreiteter Farbstoff von lichtblauer Farbe vor, der aber nicht den Zweck hat, das Tier mit dem Untergrunde gleich zu machen, sondern Beziehungen zur Aktivität des Tieres hat, indem er sich im Lichte zersetzt und im Dunkeln neubildet.

Auch bei dem gewöhnlichen Palaemon ist ein stark ausgeprägter physiologischer Farbwechsel zu konstatieren (Pouchet 1876). Die Tiere besitzen gleichfalls mehrfarbige Chromatophoren und nehmen je nach dem Untergrund eine verschiedene Färbung an. Auf weißem Untergrunde ist das Tier weiß [II, 3*c*], auf einer spiegelnden Fläche wird es durchsichtig [II, 3*d*] und in

der Dunkelheit tritt zunächst eine schwarze Bänderung, schließlich überhaupt bräunliche Dunkelfärbung auf [II, 3 *e*]. Auch hier läßt sich wieder nachweisen, daß das Auge den Farbwechsel beherrscht. Werden beide Augen abgeschnitten, so verliert das Tier die Fähigkeit, bezüglich seiner Färbung auf den Untergrund zu reagieren; wohl aber ist es noch imstande, andere Reizungen mit Farbänderungen zu beantworten. Mit der Zeit nehmen diese geblendeten Palaemon [II, 3 *f*] die rostrote Färbung, an die den normalen Tieren in der Dunkelheit eigentümlich ist. Diese rostrote Farbe erinnert an die rostrote Färbung der Tiefseecrustaceen, die aber nicht die Eigenschaft haben, die Färbung zu ändern. Von der Innervierung der Chromatophoren bei Palaemon kann man sich nach A. Fröhlich (1910) gut überzeugen, wenn man nicht die Augen exstirpiert, sondern bloß den zu einer Extremität führenden Nerv durchschneidet. Dies läßt sich besonders gut an den Scheren [II, 3 *a*] ausführen. Die Chromatophoren der gelähmten Schere beginnen sich dann zu expandieren [II, 3 *b*] und man kann an verschiedenen Stellen das Auftreten von dunkeln Bändern beobachteten. Die zwischen Auge und den Chromatophoren bestehende Wechselbeziehung ist also direkt an die nervöse Verknüpfung der beiden gebunden.

Obzwar die Dekapoden Crustaceen vielfach auf verschiedenfarbigen Untergrund reagieren, so kommt es hier doch hauptsächlich auf die Helligkeit, nicht auf den Farbton an (vgl. Megušar 1912). Die Angaben von Minkiewicz (1907) daß Krabben sich mit Gegenständen „maskieren", welche dem Untergrunde ähnlich gefärbt sind, haben sich nicht bestätigen lassen (Pearse 1911, Stevens 1912). Geblendete Krabben dekorieren sich ebensogut wie nicht geblendete (Bateson 1889).

Die Frage nach dem Zusammenhang zwischen farbiger Umgebung und Farbwechsel findet sich bei den Fischen wieder. Von diesen war es schon lange bekannt, daß sie je nach dem Untergrund verschiedene Färbungen aufweisen. Neuere Versuche von Sečerov (1909) haben gezeigt, daß wir es tatsächlich mit einer Farbenperzeption des Untergrundes zu tun haben, denn die als Versuchsobjekt verwendeten Bartgrundeln reagierten auf verschiedene Farben des Untergrundes nicht nur quantitativ verschieden, sondern nahmen dementsprechend auch verschiedene Farbtöne an. Diese Reaktion ist an die Anwesenheit des Auges gebunden. Werden die Augen exstirpiert, so verliert das Tier

diese Fähigkeit und behält zeitlebens einen mittleren Farbton bei. Setzt man einen sehenden Nemachilus auf einen orangeroten Grund, so nimmt es eine schön orangegelbe Farbe [II, 4 *a*] an; auf rotem Untergrund wird es etwas rötlich, auf grünem grünlich, auf schwarzem schwarz [II, 4 *b*].

Diese Farbwechselversuche sind von K. v. Frisch (1912 *Anpassung*) benützt worden, um festzustellen, inwieweit die Fische imstande sind, Farben zu unterscheiden. Er fand, daß die Tiere auf gelbem Grund gelber, auf grünem grünlicher werden. Er prüfte den Einfluß verschiedener Helligkeiten und verglich ihn mit der Wirkung der Helligkeit verschiedener Farben und kam zu dem Schlusse, daß die Tiere auf Farben als solche reagieren. Dies stützt die Auffassung, daß die Fische Farben zu unterscheiden vermögen, jedoch wendet auch hier Heß (1912 *Fischen**) ein, daß es sich namentlich um Helligkeitsunterschiede handle und die Anpassung an verschiedene Farben nicht konstant genug eintrete, um diesen Schluß zu rechtfertigen. Die Art und Weise wie die Fische die wahrgenommene Farbe oder Helligkeit auf den Ausdehnungszustand der Chromatophoren übertragen, ist wieder der nervöse Weg. Frisch (1910, 1911 *Fischhaut*) fand durch Reizung der verschiedenen Teile eines Fisches (die Versuche wurden an Ellritzen [II, 5 *b*] ausgeführt), daß sich im Gehirne, am Vorderende des verlängerten Markes ein Zentrum für die Innervierung der Chromatophoren des ganzen Fischkörpers befindet; Zerstörung dieses Zentrums bewirkt Expansion sämtlicher Chromatophoren, also Dunkelwerden des Fisches. Von diesem Zentrum ziehen Nervenfasern kaudalwärts, welche in der Gegend des 15. Wirbels aus dem Rückenmark in den Sympathikus übertreten und hier sowohl nach hinten als nach vorne verlaufend die Chromatophoren innervieren. Ferner scheint zwischen Kopf und 15. Wirbel noch ein zweites Zentrum für Pigmentkontraktion zu bestehen. Dies läßt sich am schönsten dadurch zeigen, daß man das Rückenmark an zwei Stellen durchschneidet. Läßt man den Fisch dann absterben, so tritt in der ausgeschalteten Region Aufhellung ein. Gelangt aber die Aufhellung bis an die Grenzen, wo die Einschnitte gemacht wurden, so bleibt sie hier stehen, während der ganze übrige Fischkörper dunkel bleibt [II, 5 *a*]. Nach Absterben des Gehirns

*) Vgl. auch: G. Freytag, Lichtsinnuntersuchungen bei Tieren, Archiv für vergleichende Ophthalmologie, IV, 68, **1914**.

tritt nämlich noch das Rückenmarkzentrum in Funktion, die sich in einer Kontraktion der Pigmentzellen des absterbenden Fisches äußert; er nimmt also eine hellere Färbung an. Bei einem Fisch, der keine Durchschneidung aufweist, schreitet die Kontraktion nach beiden Seiten fort, so daß der ganze Fisch schließlich licht erscheint. Wenn man die nervöse Verbindung dieses Zentrums durch Durchschneidung der entsprechenden Nervenbahnen vernichtet, so kommt es zu keiner Aufhellung beziehungsweise hört eine schon erfolgte Kontraktion der Chromatophorenzellen wieder auf an allen jenen Stellen, deren nervöse Verbindung mit jenem Zentrum nicht mehr besteht. Am Kopfe verlaufen die pigmentomotorischen Fasern im Trigeminus, einseitige Durchschneidung desselben bewirkt Dunkelwerden des Kopfes an der Seite des durchschnittenen Nerven [II, 7 *a*], die nun auch nicht mehr auf Änderungen der Farbe des Untergrundes reagiert. Das Verhalten ist also ganz analog wie in den früher erwähnten Versuchen bei der Garneele (vgl. noch Degner 1912).

In bezug auf die Versuche von Frisch und die nervöse Wechselwirkung zwischen Auge und Chromatophoren ist zu bemerken, daß bei der Pfrille das Auge nicht der alleinige Rezeptor für Lichtempfindungen ist. Die Wirbeltiere besaßen ursprünglich noch ein drittes Auge, das sich in der Mitte des Schädels befand und als Pinealauge bezeichnet wird. Dieses Auge ist bei Hatteria noch in funktionsfähigem Zustand vorhanden. Frisch fand nun, daß wenn man beide Augen der Pfrille exstirpiert, die Tiere trotzdem noch auf Licht und Dunkel zu reagieren vermögen; wohl aber reagiert das Tier nicht mehr auf verschiedene Farben des Untergrundes. Die Wirkung von Hell und Dunkel ist aber bei solchen geblendeten Pfrillen merkwürdigerweise entgegengesetzt jener bei sehenden Tieren; bei Beleuchtung geblendeter Pfrillen von oben her, wobei das Licht den Scheitelfleck trifft, wird das Tier dunkel [II, 5 *d*], im Dunkeln hingegen nimmt es eine lichtere Farbe an [II, 5 *c*]. Der Scheitelfleck hat also trotz seiner Lichtempfindlichkeit die umgekehrten Beziehungen zum Chromatophorensystem wie das Auge. Es hat sich aber nun weiter gezeigt, daß die Exstirpation des Pinealauges, ja selbst die der ganzen Epiphyse nicht imstande ist, die Lichtempfindlichkeit vollständig zu vernichten. Wir haben es also hier mit keinem sehr lokalisierten Organ für Lichtempfindung zu tun. Es müssen sich auch in den tieferen Partien licht-

empfindliche Stellen befinden, die auf Intensitätsschwankungen des Lichtes mit einer Innervierung der Chromatophoren antworten (vgl. hiezu noch Frisch 1911 *Temperatur*, Parker 1909 und Spaeth 1913).

Was die Chromatophoren der Fischhaut selbst anlangt, so sind sie ganz ähnlich wie jene der Crustaceen; es gibt schwarze, orangefarbene, lichtgelbe, violette, grünliche Chromatophoren und außerdem finden sich in der Haut noch perlmutterartige Zellen [II, 7 *b*] und ein diffuser blauer Farbstoff, letzterer nur bei manchen Arten, z. B. Crenilabrus roissali (Frisch 1912 *Crenilabrus*), welche dann auch den blauen Untergrund zu kopieren vermögen, indem sich der blaue Farbstoff vermehrt. Über die chemische Natur dieser Farbstoffe ist wenig bekannt, die gelben und roten scheinen mit den sogenannten Lipochromen verwandt zu sein. Ebenso wie man bei den Crustaceen Versuche angestellt hat, um zu ermitteln, was in bezug auf den Untergrund maßgebend ist zur Annahme eines bestimmten Farbtones, wobei sich herausstellte, daß dies von der Größe der im Dunkeln oder im Licht befindlichen Netzhautfläche abhängig ist, hat man analoge Versuche bei Plattfischen ausgeführt. Im Gegensatz zu den Crustaceen hat sich hier gezeigt, daß die Tiere imstande sind nicht bloß Helligkeitsdifferenzen [II, 6 *c* und *d*], sondern auch das Muster des Untergrundes wahrzunehmen.

Zu diesem Zwecke stellte man die Glaswannen, in welchen sich die Tiere befanden, auf schwarz-weiß gemusterte Papiere. Das Verhältnis der schwarzen Farbe zur weißen war in allen Fällen dasselbe, jedoch bestanden in dem einen Falle die Muster aus großen schwarzen und weißen Flecken [II, 6 *b*], im andern aus zahlreichen kleinen schwarzen und weißen Flächen [II, 6 *a*]. Es zeigte sich nun merkwürdigerweise, daß die Fische die Zeichnung des Untergrundes insofern kopierten, als sie entsprechend den Mustern, auf welchen sie sich befanden, mit großen hellen und dunkeln Flecken oder aber mit zahlreichen kleinen Flecken bedeckt erschienen. Dies läßt sich durch einfache Intensitätsunterschiede nicht erklären, sondern ist nur unter der Annahme verständlich, daß das Tier imstande ist das Muster des Untergrundes zu perzipieren. Bei geblendeten Fischen erlischt dieser Farbwechsel natürlich (Sumner 1911; vgl. auch Polimanti 1912).

Zum Nachweis, daß die Tiere eine bestimmte Farbe, nämlich das Gelb ebenso wie wir sehen, gäbe es, falls sich ein geeignetes Versuchsobjekt vorfinden würde, noch einen besonderen Weg. Santonin bewirkt nämlich beim Menschen sogenanntes Gelbsehen; ein mit Santonin vergiftetes Individuum sieht alles gelb. Es wäre nun nicht unmöglich, daß Fische, die auf gelben Untergrund reagieren, wie z. B. Nemachilus, nach Vergiftung mit Santonin auf grauen Untergrund eine gelbe Färbung annähmen. Ich selbst habe seinerzeit derartige Versuche mit Blennius ausgeführt, bin aber auf eine merkwürdige Schwierigkeit gestoßen, an der der Versuch scheiterte. Die Tiere nehmen nach Verfütterung von Santoninnatrium auf grauem Untergrund tatsächlich eine gelbe Farbe an. Ich setzte die Tiere auf gelben Untergrund, wobei sie die Gelbfärbung beibehielten. Bei Versetzung auf anderfarbigen Untergrund blieben die Tiere aber gleichfalls gelb. Es zeigte sich, daß die gelb gewordenen Fische nicht mehr zurückverwandelt werden konnten, sondern gelb geblieben waren. Die Gelbfärbung hatte in diesem Falle nichts mit der Lichtempfindung zu tun, sondern war eine direkte Folge der Santoninvergiftung. Auch bei Verfütterung von Bromnatrium nahmen die Tiere gleichfalls Gelbfärbung an.

Ein physiologischer Farbwechsel findet sich auch bei Amphibien und Reptilien sehr stark ausgeprägt [Chamäleon II, 8]. Allgemeine Resultate sind trotz der großen Literatur nicht gefunden worden; ich verweise auf Rynberks und Fuchs Zusammenstellungen (Lit.-Verz., II resp. I), ferner auf die neueren Arbeiten von E. Babák (1910 *chromatische*), Ch. Hargitt (1912), C. Riley (1913), E. Sollaud (1908). Vielfach haben andere äußere Faktoren, wie Temperatur und Feuchtigkeit größeren Einfluß auf die Verfärbungen als Licht (Anolis — Carlton 1903, Parker und Starrat 1904); auch das wegen seines Farbwechsels sprichwörtlich gebrauchte Chamäleon wechselt nicht nach der Farbe der Umgebung, wenngleich Licht oder Schatten Einfluß haben, und zwar gerade letzterer blaue Färbung hervorruft. Die Chromatophoren seiner Haut sind aber ganz ähnlich den bisher bei anderen Tieren erwähnten (Brücke 1851, Keller 1895).

Die scheinbaren Widersprüche, welche sich bezüglich des Farbwechsels der Amphibienlarven in den Versuchen von Fischel (1896) und Kammerer (1904) ergeben haben, wurden durch

Babáks (1910) Untersuchungen aufgeklärt; während die jüngsten Larvenstadien von Amblystoma im Licht dunkel und im Dunkeln hell werden, verhalten sich spätere Stadien gerade umgekehrt, jedoch geblendet ebenso wie die jüngsten Stadien (neuerdings durch H. Laurens*) bestätigt).

Die nervöse Korrelation der lichtperzipierenden Organe mit der Annahme von Eigenfarben ist bei jenen Tieren, welche einen Farbwechsel zeigen, oft durch das Verhalten geblendeter Tiere deutlich, indem diese sich in ihrer Färbung sogar den Sehenden entgegengesetzt verhalten können.

III. Kapitel.

Licht- und Farbanpassung (Photoadaptation).

Wir haben den Farbwechsel der Fische behandelt und dabei gefunden, daß die wechselnde Färbung eines Tieres abhängig sein kann vom Nervensystem, indem von den Nerven Impulse ausgehen, denen zufolge die ihnen unterstehenden für die Färbung verantwortlichen Zellen sich zusammenziehen oder ausdehnen und es dadurch zu einer Änderung der Gesamtfärbung des Tieres kommt. Wir wollen nun den sogenannten morphologischen Farbwechsel besprechen, also jene Veränderung der Farbe, die nicht in kurzer Zeit auftritt, sondern deren Zustandekommen, obwohl gleichfalls durch äußere Faktoren bedingt, längere Zeiträume erfordert und dem Tiere zu einer bleibenden Veränderung der Farbe verhilft.

Ich will hier zunächst mit den Färbungen der Insektenraupen und Puppen beginnen, weil hier der Einfluß des Auges und die mit dem Auge zusammenhängende Fähigkeit, die Farbe zu ändern, ausgeschaltet ist, ohne daß die Eigenschaft der Raupen und Puppen, sich der Umgebungsfarbe anzupassen, verloren geht. Der erste hieher gehörige Fall wurde an der im Verpuppungsstadium stehenden Raupe von Papilio nireus von Barber (1874)

*) Henry Laurens, The Reactions of Normal and Eyeless Amphibian Larvae to Light, Journal of Experimental Zoology, XVI, 195, 1914.

beschrieben; es zeigt sich nämlich, daß die Farbe und die Lichtverhältnisse des Anheftungsortes (wie Schatten, gelbe und rote Farbe der Wand usw.) auf die Farbe der sich entwickelnden Puppen von Einfluß waren [III, 1 *a*, *b*], indem dieselben eine ähnliche Färbung aufwiesen wie ihre Umgebung. Trimen (in Poulton 1887, 1890) fand Farbenanpassung der Puppe von Papilio demoleus an Grün, Gelb und Rotbraun, nicht aber an Rot und Blau. Dies könnte nun allenfalls noch von einem Einfluß des Lichtes auf die Augen der Raupen herrühren. Nun hat aber Poulton (1887) später ähnliche Versuche an den Puppen von Weißlingen und von Vanessa urticae angestellt und gefunden, daß dieselben auf dunkelm Untergrund eine dunkle [III, 3 *a*], auf lichtem Untergrund eine helle [III, 3 *b*] und auf glänzendem Untergrund eine Goldfärbung annahmen. Er fand aber weiters, daß die Puppen nur dann diese Färbungen annehmen, wenn dieselbe in einer ganz bestimmten Periode ihres Lebens auf sie eingewirkt hatten. Dieses Stadium war weder das Verpuppungsstadium selbst, noch ein früheres Raupenstadium, sondern fiel in eine ganz bestimmte, vor der Verpuppung liegende Lebensperiode der Raupe. Nur in der Zeit, wo sich die Raupe an einen Spinnfaden aufhängt, um zur Verpuppung zu schreiten, ist es möglich, durch die Untergrundfarbe die Puppenfärbung zu beeinflussen. Auch Exstirpation der Augen bei der Raupe ändert nichts an dem Ausfall der Versuche.

Poulton führte noch weitere Versuche aus: Er konstruierte ein Kästchen, das durch eine mittlere Scheidewand in eine obere und eine untere Hälfte geteilt worden war, und schlug die obere Hälfte mit schwarzem, die untere Hälfte mit lichtem Papier aus. Die Scheidewand war an einer Stelle perforiert und durch diese Öffnung wurde die Raupe nun derart aufgehängt, daß sich der obere Teil in der schwarz, der untere Teil ihres Körpers in der licht ausgekleideten Hälfte des Kästchens befand. Es ergab sich nun, daß die Puppen in keinem Fall eine zweiteilige Färbung hatten, in dem Sinne, daß die obere Hälfte dunkel, die untere licht gefärbt gewesen wäre, sondern die Puppen besaßen immer eine einheitliche Färbung; und zwar richtete sich die Färbung immer nach der Farbe jener Kästchenhälfte, in der sich die größere Hälfte des Raupenkörpers befand. Dadurch glaubte Poulton ausschließen zu können, daß es sich hier um einen farbenphotographischen Prozeß handelt; da der Körper in diesem

Falle ganz einheitlich reagiert, glaubt er vielmehr den Schluß ziehen zu dürfen, daß für diesen Erfolg nervöse Einflüsse maßgebend sind. Dieser Schluß ist aber nicht zwingend, denn es gibt auch außerhalb des Nervensystems eine Reihe von Organsystemen, die es ermöglichen, daß ein Teil des Körpers auf die anderen Teile des Körpers einen Einfluß ausübt.

Später fand Poulton (1890), daß auch andere Vanessiden, z. B. V. polychloros, sowie Argynnis paphia reagieren, auch daß die Puppe von Uropteryx sambucata licht wird, wenn man die Raupe kurz vor der Verpuppung auf weißes Papier gesetzt hat.

Die Kokons mancher Schmetterlinge sollen, je nachdem sie auf dunklem oder hellem Untergrund gesponnen werden, dunkle oder helle Färbung annehmen (Eriogaster lanestris — Newman 1887 [III, 2 *a*, *b*] Saturnia carpini, Halias prasinana Liparis auriflua — Poulton 1890).

Manche Raupen treten in grünen und braunen Individuen auf und diese kann man manchmal (Rumia crataegata, Amphidasis betularia — Poulton 1890 [III, 4 *a*, *b*] willkürlich erzielen, je nachdem man die Raupen unter grünen Blättern oder in braunem Gesträuch aufzieht. Nur muß bemerkt werden, daß es eine Reihe von Insekten gibt, die in grünen und braunen Exemplaren auftreten, bei denen es sich aber nicht um die Möglichkeit handelt, die Umgebungsfarbe anzunehmen. Es gibt Puppen, die gelb oder grün gefärbt sein können, wie z. B. die Puppen des Schwalbenschwanzes, die aber sich trotzdem nicht an die Farbe der Umgebung anpassen können. Dies gilt ebenso auch für andere Insekten. Wohl kann die Stabheuschrecke Dixippus morosus, welche in gelben und grünen Exemplaren vorkommt, im Dunkeln eine dunklere Färbung annehmen als im Licht, es gelingt aber nicht, durch Änderung der Färbungsverhältnisse der Umgebung nach Belieben grüne oder braune Individuen zu züchten. Es hat sich vielmehr herausgestellt, daß die Färbung von der Temperatur abhängig ist, indem bei Züchtung bei niederer Temperatur grüne Exemplare, bei höherer Temperatur hingegen vorwiegend gelbbraun gefärbte Individuen erhalten werden. Wir haben es also in diesem Falle mit keinem direkten Einfluß des Lichtes zu tun, wenn auch die Färbung in bezug auf die Licht- und Farbenverhältnisse der Umgebung als zweckmäßig erscheinen kann.

Wir haben gesehen, daß die Krebse häufig einen physiologischen Farbwechsel aufweisen, der viel schärfer ausge-

sprochen erscheint als der mancher Insekten, z. B. von jugendlichen Individuen von Mantis, welche die Eigenschaft haben, im Dunkeln eine Dunkelfärbung, im Licht eine Hellfärbung anzunehmen (Przibram 1907); dieser Farbwechsel läßt sich übrigens nur bei Kaltkulturen dieser Tiere beobachten. (Über Farbwechsel bei Insekten vgl. Schleip 1910.)

Bei den Krebsen, die zahlreiche verschiedenartige und große Chromatophoren aufweisen, hat es sich aber auch gezeigt, daß der physiologische Farbwechsel nicht ausschließlich vom direkten Einfluß des Nervensystems abhängig ist und zwar liegen hier Versuche vor die am Flußkrebs [III, 5 *a*] und an Palaemon ausgeführt worden sind. Diese haben gezeigt, daß die Färbung dauernd beeinflußt werden kann, wenn man die Tiere im Dunkeln hält, oder wenn man ihnen die Augen exstirpiert; in beiden Fällen tritt, wie Versuche von Megušar (1912) gezeigt haben, zunächst eine Expansion der schwarzen Chromatophoren ein, auf welche dann eine Vermehrung des schwarzen Pigmentes folgt, die Krebse werden schließlich kohlschwarz [III, 5 *b*]. Bei der nächsten Häutung wird aber das Pigment mit der Haut abgestreift und die Tiere erscheinen milchigweiß [III, 5 *c*]. Läßt man die Krebse noch eine zweite Häutung im Dunkeln absolvieren, so erscheinen sie noch reiner weiß und es verschwindet jede Spur von Pigment mit Ausnahme der Augen. Hier handelt es sich um keinen physiologischen Farbwechsel, denn wenn man die nicht geblendeten Tiere wieder ans Licht bringt, so behalten sie bis zur nächsten Häutung die lichte Färbung bei [III, 5 *d*]. Die Chromatophoren sind unter dem Einfluß der Dunkelheit geschwunden, es ist eine morphologische Veränderung eingetreten. Auf diese Weise erklärt sich auch das bleiche Aussehen der blinden Höhlenkrebse. In diesem Zusammenhang ist die Tatsache interessant, daß die Tiefseekrebse eine rote oder blasse oder eine dunkelblau bis schwarze Färbung aufweisen (Brauer 1908). Dies hängt mit der Lichtintensität zusammen, der die Tiere ausgesetzt sind. Die Untersuchungen von Doflein (1910) haben gezeigt, daß das vollkommene Verschwinden der Augen dann eintritt, wenn die Krebse durchgehends ihre ganze Lebenszeit Tiefseebewohner sind. Kommen die Tiere aber während ihrer Larvenzeit an die Meeresoberfläche, so erscheint ihre Farbe rötlich und die Augen sind stark vergrößert. Das Nervensystem hat hier einen Einfluß auf die Färbung insofern, als die Entfernung der Photorezeptionsorgane beziehungsweise

die Unmöglichkeit einer Funktion derselben zunächst ein Dunkelwerden hervorruft, die dann einer Hellfärbung Platz macht. Es handelt sich aber nur um einen indirekten Einfluß.

Die Cephalopoden, welche einen ausgesprochenen physiologischen Farbwechsel aufweisen, sind unter dem Einfluß verschiedener Gemütserregungen und bei Beleuchtung mit verschiedenen Farben imstande, verschiedene Färbungen anzunehmen, die aber durchaus nicht mit der Färbung der Umgebung übereinstimmen (Klemensiewicz 1878).

R. Fuchs (1910) hat gezeigt, daß, wenn man ein bestimmtes, im Mantel dieser Tiere gelegenes Ganglion, das sogenannte Stellarganglion [III, 7, gelb], exstirpiert oder das zu diesem führende Mantelkonnektiv beziehungsweise die Stellarnerven durchtrennt, die von diesen nervösen Teilen innervierten Körperhälften nicht mehr imstande sind, den physiologischen Farbwechsel vorzunehmen. Fuchs fand weiter, daß, wenn man Tiere, deren Mantelkonnektiv durchschnitten wurde, absterben läßt, die noch unter der Kontrolle des Nervensystems stehenden Teile eine lichte Farbe annehmen, während die gelähmten Partien dunkel bleiben. Dies ist das Verhalten, wenn man die Tiere im Dunkeln läßt. Exponiert man aber den sterbenden Tintenfisch dem Lichte, so nimmt die Dunkelfärbung der gelähmten Partie ganz außerordentlich zu, so daß sie sich nun scharf von dem lichten ungelähmten Teile abhebt [III, 6]. Das Licht hat also auf direktem Wege die Chromatophoren zur Expansion gebracht. Möglicherweise, und Fuchs hat diesen Umstand nicht in Erwägung gezogen, handelt es sich aber dabei um eine Zunahme des schwarzen Pigmentes; die Tintenfische und ihre Verwandten besitzen nämlich die Fähigkeit, in ihrem Körper schwarze Farbstoffe, sogenannte Melanine, zu bilden. In hohem Grade findet sich diese Fähigkeit im Tintenbeutel entwickelt, dessen Wandung ein sehr stark wirksames Ferment, die sogenannte Tyrosinase, enthält, welche mit einer Tyrosinlösung zusammengebracht, zunächst einen roten, später aber schwarzwerdenden Farbstoff ergibt [III, 7 *a—c*], woraus sich dann das Melanin (v. Fürth und Schneider 1901, Versuch Przibrams daselbst; vgl. ferner v. Fürths Referate 1904/1908), das fast identisch mit Sepia ist, abscheidet. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß jene Bildungen von Melaninfarbstoffen vom Lichte abhängig sind, obzwar es weder bei der Haut der Eledone, noch beim Grottenolme gelungen ist, in vitro einen

Einfluß des Lichtes auf die Melaninbildung nachzuweisen (Weindl 1907), und daher nicht undenkbar, daß es sich im Fuchsschen Versuch nicht um eine Expansion der Chromatophoren, sondern um eine Zunahme des schwarzen Farbstoffes handelt.

Was die direkte Lichtwirkung auf die Expansion der Chromatophoren anlangt, so ist schon früher von Steinach gezeigt worden, daß das Licht auf Chromatophoren bei Cephalopoden (1901) und den Sphincter pupillae des ausgeschnittenen und isolierten Wirbeltierauges (1892) einen derartigen Einfluß, nämlich Zusammenziehung beziehungsweise Ausdehnung der Chromatophoren hervorzurufen vermag. Die Chromatophoren selbst sind mit Muskelzügen ausgestattet [III, 8], die merkwürdigerweise nicht nur auf chemische Reize, sondern auch auf Lichtreize zu reagieren vermögen. Ein beleuchteter Sphincter pupillae des ausgeschnittenen Aalauges weist ausgedehnte Chromatophoren- (III, 9 *a*), ein im Dunkeln befindlicher hingegen erschlaffte Chromatophorenmuskeln [III, 9 *b*] auf. Es handelt sich also hier um einen direkten Einfluß des Lichtes, der unabhängig vom Zentralnervensystem auf einem direkten Aktivierungsvorgang von Muskeln beruht.

Bei den Fischen gibt es einige interessante Erscheinungen, die zwar indirekt durch den Ausfall der Augen hervorgerufen werden, aber morphologischer Natur sind, indem es sich um nicht mehr reversible Prozesse handelt. Mayerhofer (1909) hat Versuche am Hecht ausgeführt, in welchen er zeigte, daß die gebänderte Zeichnung dieses Fisches [III, 10 *a*] nach Blendung verloren geht und an ihre Stelle eine gleichförmig dunkle Färbung tritt [III, 10 *c*]. Die Chromatophoren expandieren sich zunächst, dann bemerkt man an der sonst unpigmentierten weißen Bauchseite [III, 10 *b*] das Auftreten von dunkeln Flecken, die zunächst die Fortsetzung der Bänderung der Oberseite vorstellen. Diese Flecken vergrößern sich immer mehr und mehr, so daß schließlich die Unterseite eines geblendeten Hechtes [III, 10 *d*] ähnlich aussieht wie die Oberseite eines normalen Hechtes. In diesem Falle treten Chromatophoren an einer Stelle auf, wo sie früher nicht vorhanden waren, es handelt sich also hier nicht allein bloß um eine quantitative Vermehrung schon vorhandener Elemente, sondern um das Auftreten neuer morphologischer Elemente. Da im Alter aber beim Hechte gleichfalls auf der Unterseite eine Bänderung auftritt, so sehen wir, daß es sich beim sehenden Hechte um eine gehemmte Entwicklungsrichtung handelt.

Pouchet (1876) hat seinerzeit Versuche ausgeführt, in welchen er zeigte, daß, wenn man bei der Forelle den Nervus opticus der einen Seite durchschneidet, die entsprechende Körperseite der Forelle dunkel wird und den physiologischen Farbwechsel verliert, während die andere Seite demselben unterworfen bleibt. Die Versuche wurden von Frisch (1911 *Fisch*) wiederholt, der sie für die Forelle [III, 11] bestätigt fand. Frisch fand aber weiter durch Zählung der Chromatophoren auf einem bestimmten Areal der geblendeten und auf dem entsprechenden Areal auf der normalen Seite, daß die Anzahl der Chromatophoren auf der geblendeten Seite zugenommen hatte. Die dunklere Färbung der geblendeten Seite ist also nicht allein durch die Expansion der Chromatophoren, sondern auch durch eine Vermehrung des Pigmentes auf der geblendeten Seite bedingt. Später läßt sich nachweisen, daß unter dem Einflusse der Dunkelheit die Chromatophoren zum Schwund gelangen.

Es sind ferner von Ogneff (1910) interessante Versuche an Goldfischen gemacht worden. Er konnte zeigen, daß Goldfische, wenn man sie im Dunkeln hält, im ersten Jahre viel dunkler werden. Es expandieren sich zunächst die schwarzen Chromatophoren. Hält man die Tiere aber noch länger im Dunkeln, so verschwinden die schwarzen Chromatophoren allmählich und der Fisch erscheint wieder rot. Er erscheint aber nun rot, weil die schwarzen Chromatophoren zugrunde gegangen sind, während er früher rot war, weil die schwarzen Chromatophoren kontrahiert waren. Ogneff fand weiters, daß auch das Augenpigment abnimmt und die übrigen Teile des Auges in morphologischer Hinsicht gleichfalls gelitten hatten.

Gehen wir nun in der Tierreihe nach aufwärts, so ist unter den Amphibien vor allem das Beispiel des Grottenolmes zu erwähnen. Der Grottenolm ist blind; beim larvalen Tier ist ein kleines Auge vorhanden [III, 12 *d*], beim erwachsenen Tiere ist aber das Auge rudimentär [III, 12 *f*]. Eine Lichtperzeption findet zwar statt, aber nicht von seiten des Auges, sondern seitens der ganzen Haut. Kammerer (1912) hat nun Versuche am Grottenolm ausgeführt, in denen er diese Tiere unmittelbar nach der Geburt an das Licht brachte und aufzog; es zeigte sich nun, daß in diesem Falle eine Weiterentwicklung der Augen auch über das larvale Stadium hinaus erfolgt, und man erhält so erwachsene Tiere, die ebenso große oder sogar größere Augen be-

sitzen [III, 12*c*], wie die larvalen Tiere. Die histologische Untersuchung ergab, daß eine vollständige Aufdifferenzierung des Auges stattgefunden hatte [III, 12*h*], es hatte sich mit einem Worte ein vollkommenes Gesichtsorgan gebildet, welches auch auf Lichteindrücke, z. B. einen durch die Glaswand des Behälters getrennten Wurm reagierte (Kammerer 1913).

Es ist ja kein Zweifel, daß das Verschwinden des Auges in den Höhlen auf den Einfluß der Dunkelheit zurückzuführen ist. Nicht nur die Annahme einer morphologischen Färbung, sondern die Differenzierung des Auges selbst ist abhängig von der Einwirkung des äußeren Lichtfaktors, so daß wir direkt sprechen müssen von einer Anpassung des Tierkörpers an äußere Faktoren.

Die vollkommene Differenzierung des Auges gelang nur dann, wenn die Pigmentierung der Haut, welche ebenfalls am Lichte intensiv vor sich geht [III, 12*a*—*c*], teilweise aufgehalten worden war. Dies erzielte Kammerer entweder durch abwechselnde Belichtung und Verdunkelung oder noch besser durch Verwendung roten Lichtes. Die Qualität des Lichtes vermochte also zwei Vorgänge, Augendifferenzierung und Pigmentierung, in entgegengesetzter Weise zu beeinflussen.

Daß bestimmte Strahlengattungen für die Annahme spezifischer Färbungen maßgebend sein könnten, hat Kammerer in seinen Versuchen über die Farbanpassung von Salamandra maculosa an die Farbe des Untergrundes gezeigt (vgl. Exper.-Zoologie, 3, Phylogenese, S. 193 ff., Taf. XIX, Fig. 1).

Die Prüfung, ob auch Intensitätsunterschiede des weißen Lichtes eine deutliche Vermehrung des gelben Pigmentes bedingen, ergab negativen Erfolg; die Anwesenheit von Licht zeigte sich für die Veränderung der Pigmentierung überhaupt als notwendig, indem geblendete Feuersalamander auf keinem Untergrunde sich veränderten, ebensowenig im Dunkeln gehaltene nicht geblendete (Kammerer 1913).

Mehrfache Versuche, welche jene von Kammerer insofern variierten, als der Untergrund bereits auf die noch im graugesprenkelten Larvenkleide sich befindlichen Salamander zur Einwirkung kam, haben auch hier positiven Erfolg der gelben Farbe ergeben (Šećerov 1912 *serbisch*, Frisch in Kammerer 1913, u. a.), welche die frischverwandelten Tierchen bereits mit stärkeren gelben Streifen oder Flecken hervorgehen ließ.

Die anscheinend paradoxe Erscheinung, daß gelbe Strahlen unwirksam werden, sobald ihnen die übrigen Strahlen des weißen Lichtes beigemischt werden, findet ihre Parallelen auch in den anorganismischen Vorgängen: so wird das Triphenylfulgid durch blaues Licht, nicht aber durch weißes geschwärzt, obzwar letzteres auch die blauen Strahlen in gleicher Intensität mit enthalten kann. Unter Gelb- und Rotfilter kann sogar die durch blaues Licht hervorgerufene Farbe wieder zum Verblassen gebracht werden (Stobbe 1908). Übrigens weisen die Blendungsversuche darauf hin, daß auch bei der zu dauernder morphologischer Farbenanpassung führenden Lichteinwirkung eine Korrelation zum Gesichtssinn besteht, so daß wir mit einer ganz direkten Verfärbung durch die gelben Strahlen wohl nicht ohne weiteres zu rechnen haben, wenngleich die an den gelben Partien deutliche Durchdringlichkeit des Salamanderkörpers für Licht (Šećerov 1912 *Salamandra*) eine direkte Beeinflussung der unter der Larvenhaut sich ausbildenden Pigmente möglich erscheinen ließe (ebenso wie eventuell die Beeinflussung der Keimprodukte auf diesem Wege der „Parallelinduktion"; vgl. auch Šećerov 1912 *Lacerta**).

Die Anpassung der Tiere an das Licht kommt bei vielen Arten in der Annahme einer der Umgebung ähnlichen Farbe zum Ausdruck, ferner in der Wiederausbildung durch Dunkelheit bereits rudimentär gewordener Augen und Körperfarben bei Vermehrung der Lichtintensität.

---

*) Schon Kammerer hatte in seinen Arbeiten (1904, 1913) betont, daß nicht bloß die Farben, sondern auch andere Faktoren der Umgebung Einfluß auf das gegenseitige Verhältnis der schwarzen und gelben Hautpartien haben. In neuester Zeit erschien die 1. Mitteilung einer Untersuchungsserie von Irena Pogonowska, Über den Einfluß chemischer Faktoren auf die Farbveränderung des Feuersalamanders, Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIX, 352, **1914**, worin die Abnahme der gelben Flecken der Imago nach Haltung der Larven in Kochsalzlösungen (0·15 bis 0·6% NaCl) beschrieben wird. Das würde sehr gut mit der von Kammerer (1904) beobachteten Reduktion der gelben Farbe an länger im Uterus verbliebenen Feuersalamandern und den regelmäßig bis nach der Metamorphose in der Mutter verbleibenden „Mohren"salamandern, S. atra, übereinstimmen. Denn der Uterus ist ja ein Milieu von „physiologischer Kochsalzlösung"!

IV. Kapitel.

Schall- und Erschütterungsunterscheidung (Mechanorezeption).

Wir haben uns nun mit jener Gruppe von Sinnesfunktionen zu beschäftigen, die man unter der Bezeichnung Tangorezeption (oder besser Mechanorezeption) zusammenfassen kann. Darunter versteht man jene Sinne, welche Berührungen und Erschütterungen mechanischer Natur in der Umgebung wahrnehmen können. Dazu gehört vor allem der Gehörsinn, der nichts anderes als Luftschwingungen von bestimmter Wellenlänge aufzunehmen imstande ist.

Das menschliche Gehörorgan [IV, 1] sowie das Gehörorgan sämtlicher Säugetiere besteht aus der äußeren Gehöröffnung, an welche sich der äußere Gehörgang anschließt, der an seinem inneren Ende durch das Trommelfell abgeschlossen wird, einer ausgespannten Membram, analog jener die sich bei dem Mikrophon [IV, 2] vorfindet. Hierauf folgt das Mittelohr, das die Reihe der Gehörknöchelchen enthält, welche die Verbindung des Trommelfells mit den Apparaten des inneren Ohres vermitteln. Im inneren Ohr befindet sich die sogenannte Schnecke, die wiederum in ihrem Innern das Cortische Organ enthält, welches in den Windungen der Schnecke aufsteigend aus einer reihenförmigen Anordnung von Zellen besteht, die mit Härchen von verschiedener Länge derart besetzt sind, das die längsten Härchen am Anfang, die kürzesten an die Spitze der Schnecke zu stehen kommen. Dieses Organ ist das eigentliche Gehörorgan par excellence. Die verschieden langen Hörhaare sind geeignet mit verschieden hohen Tönen Resonanz zu geben, ebenso wie Stäbe [vgl. IV, 2 *a*] von verschiedenen Längen verschiedene Töne geben und mit verschiedenen Tönen resonieren. Wieder wurde hier die theoretische Deutung und Erklärung dieses Organs von Helmholtz gegeben; den experimentellen Beweis dafür hat aber in den letzten Jahren Widmak (1907) durch Versuche am Meerschweinchen erbracht.

Widmak ließ auf die Tiere schrille Pfiffe, bald einmal mit großer Intensität, bald mehrere Male mit geringerer Intensität einwirken. Die nach Tötung der Tiere erfolgte histologische

Untersuchung des Cortischen Organs [IV, 1 *a*] ergab, daß dasselbe an verschiedenen Stellen lokalisierte Degenerationen aufwies [IV, 1 *b*]. Joshi (1909) setzte diese Versuche fort, untersuchte die nach Einwirkung von verschieden hohen Tönen eintretenden Degenerationen und fand, daß für verschieden hohe Töne dieselben an ganz bestimmten Orten lokalisiert waren; er fand die Degenerationszone für den Ton *G*, für den Ton *H*, für den Ton *C* [IV, 1 *c*] usf. Kalischer (1907, 1910) dressierte Hunde auf ganz bestimmte Töne, so daß sie nur bei einer bestimmten Tonhöhe und Tonqualität nach einem vorgehaltenen Futter schnappten. Er zerstörte dann einzelne Teile der Schnecke an beiden Ohren und fand, daß trotzdem das Zuschnappen stets prompt erfolgte. Die allerdings erst nach längerer Zeit erfolgte Sektion zeigte dabei, daß jene Teile der Cortischen Organe degeneriert waren, deren Zerstörung das Hören des bestimmten Tones aufheben soll; er verwirft daher die Helmholtzsche Theorie.

Dressurversuche ohne die nachfolgende Sektion wurden auf verschiedene Töne mit positivem Erfolge an Hunden auch ausgeführt von Selionyi 1907 und anderen Schülern Powlows, vgl. Yerkes und Morgulis 1909, Usiewitsch 1912; an Affen und Waschbären (Cole 1908) sowie Katzen von Shepherd **1914***).

Nun besitzt aber das Ohr außer der Schnecke, in welche der Hörnerv mit seinem direkten Aste eintritt, noch andere Organe, und zwar zunächst die Reihe der Gehörknöchelchen, die unter Vermittlung des ovalen Fensters mit der Schnecke in Verbindung treten und die wohl die Funktion haben, die von außen zugeführten Schallwellen als Erschütterungen bis in die Schnecke hinein fortzupflanzen. Es wäre nicht undenkbar, daß das Cortische Organ zwar als Resonator fungiert — nach völliger Zerstörung der Schnecke bleibt jede Schallreaktion aus —, daß jedoch jeder Teil desselben alle überhaupt wahrnehmbaren Töne noch bis zu einem gewissen Grade aufzufangen vermag.

Außer den bisher genannten Teilen gibt es noch einen zweiten Apparat im Ohre, dessen Funktion lange Zeit hindurch unbekannt geblieben war, nämlich das aus den drei halbzirkelförmigen Gängen und dem Sacculus bestehende Labyrinth.

*) W. T. Shepherd. On sound Discrimination by cats. Journal of animal Behavior, IV, 70, **1914**.

Früher glaubte man es mit dem eigentlichen Gehörorgan zu tun zu haben. Wie aber später durch die Versuche von Breuer, Brown, Flourens und Mach (Lit. vgl. Rothfeld 1913) nachgewiesen wurde, haben wir es hier mit einem Organ zu tun, das mit der Orientierung im Raume und mit der Erhaltung des Körpergleichgewichtes in Beziehung steht. Man nimmt an, daß die Stellung der drei halbzirkelförmigen Kanäle in drei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen maßgebend ist für die Wahrnehmbarkeit der drei Richtungen des Raumes. Dies ist jedoch nicht direkt experimentell festgestellt worden. Wohl aber ist die Bedeutung dieses Organs als Gleichgewichtsorgan mit Sicherheit bewiesen worden.

Tiere, denen man den Bogengangapparat zerstört hat, die man also sozusagen „entstatet" hat, fallen um, machen Purzelbäume usw., können also mit einem Wort nicht mehr ihr Gleichgewicht aufrecht erhalten. Diese interessante Beziehung zwischen den bogenförmigen Kanälen und dem Orientierungssinn im Raume hat Exner (1893, 1905) zu Versuchen bewogen, die darauf angelegt waren, ob nicht jener Raumsinn, der namentlich bei Brieftauben, aber auch einigen Säugetieren vorhanden ist, etwas mit dem Bogengangapparat zu tun hat. Die Versuche fielen aber negativ aus. Gesichtsempfindungen spielen dabei nachgewiesenermaßen keine Rolle. Exner ging von der Idee aus, daß wenn der Bogengangapparat etwas mit dem Raumsinn zu tun hat, die Perzeption der Richtungsänderung durch denselben wahrgenommen werden muß. Um diese Perzeption auszuschalten, narkotisierte er Tauben während des Transportes an einen andern Ort und ließ sie daselbst nach dem Erwachen auffliegen. Der Rückflug erfolgte ebenso prompt wie bei nicht narkotisiert gewesenen Tieren. Um einen bewußten Sinn kann es sich also dabei nicht handeln.

Bei den Reptilien sind noch dieselben Funktionen des Labyrinthes und der Schnecke nachweisbar. Nach Entfernung des Labyrinthes erfolgt Entstatung; derartige Versuche wurden von Trendelenburg und Kühn (1908) an verschiedenen Reptilien vorgenommen. Sehr instruktiv sind die Versuche an Schildkröten [IV, 3 *a*]. Schildkröten, die man auf einer rotierenden Scheibe derart befestigt, daß sie mit dem Kopf nach abwärts hängen, verbleiben mit dem Kopfe nicht in dieser Lage, sondern stellen ihn so ein, daß seine Ventralseite zum Schwer-

punkt sieht [IV, 3 *b*]. Zerstört man die Labyrinthe, so verharren die Tiere mit ihrem Kopfe in der Lage, die man diesem erteilt hat [IV, 3 *c*], auch wenn die Tiere noch imstande sind zu sehen. Bei anderen Reptilien gelingt dies nur, wenn man die Tiere auch zugleich geblendet hat (Blendung allein genügt nicht).

Über den Gehörsinn der Reptilien liegen keine einwandfreien Beobachtungen vor. Hingegen wurden eingehendere Untersuchungen über den Gehörsinn der Frösche angestellt. Eine große Schwierigkeit liegt bei diesen Versuchen darin, zu unterscheiden, was auf Rechnung der den Schall begleitenden Erschütterung und was auf Rechnung des bloßen Schalles zu setzen ist, denn jede Schallwelle ruft auch eine Bodenerschütterung hervor. Yerkes (1903, 1905) hat zur Entscheidung dieser Frage eine sinnreiche Kombination von Tast- und Gehörsreizen getroffen. Ob die Gehörsempfindung ebenso ist wie beim Menschen, kann natürlich durch derartige Versuche nie entschieden werden. Seine Versuchsanordnung war folgende:

Es wurde ein Frosch auf ein Pult aufgebunden, das eine Skala trug und zwar war die Befestigung eine derartige, daß das Tier mit seinem Hinterbeine die Skala bestrich und die Größe einer Zuckung des Beines an der Skala abgelesen werden konnte [IV, 4 *b*]. Anderseits war an dem Pult auch ein Hebel befestigt, der mit einer Glocke [IV, 4 *a*] in Verbindung stand, wodurch bewirkt werden konnte, daß das Tier gleichzeitig beim Ertönen der Glocke einen Schlag auf den Kopf bekam. Es bekommt also der Frosch in demselben Moment den Schlag des Hebels und den Ton der Glocke zur Empfindung; in einem parallel durchgeführten Versuche wurde die Glocke aber ausgeschaltet. Vergleicht man nun die Ausschläge, welche das Hinterbein in beiden Fällen gibt und die an der Skala abgelesen werden können, so zeigt sich, daß die Zuckung im Falle, daß auch die Glocke zum Ertönen gebracht wird, bedeutend größer ist, als wenn bloß der Schlag gegen den Kopf geführt wird, und zwar selbst dann, wenn bei gleichzeitigem Ertönen der Glocke dieser Schlag durch Verringerung des Hebelgewichtes bedeutend herabgesetzt worden war.

Es gibt weiters Tiere, bei denen es überhaupt zweifelhaft ist, ob sie Gehörsinn besitzen, wie z. B. die Fische. Bei den Fischen wurden wiederholt Versuche angestellt, um zu entscheiden, ob dieselben zu hören vermögen, wobei die verschiedensten

Methoden und Versuchsvariationen zur Anwendung gelangten. So liegen negative Versuche von Kreidl (1895), positive von Zennek (1903) und Maier (1909), negative von Bernouilli (1910) usw. vor. Es hat sich nun herausgestellt, das dieser widersprechende Ausfall der Experimente, abgesehen von Versuchsfehlern, durch den Umstand bedingt ist, das manche Fische für Gehörsreize sehr empfindlich, andere hingegen vollständig taub sind.

Goldfische sind beispielsweise vollständig taub, während die Karpfen zu hören vermögen. Sehr empfindlich auf Schallreize sind die Haifische und die Zwergwelse [IV, 5], an welchen auch die ersten exakten Untersuchungen in dieser Richtung von Maier (1909) ausgeführt wurden. Durch die Untersuchungen Haempels (1911) ist festgestellt worden, daß der Gehörsinn des Zwergwelses in denselben Teilen des Ohres lokalisiert ist, wie beim Menschen. Diese Versuche stimmen mit jenen von Parker (1908, 1909) an Selachiern überein, der weiters nachwies, das im Gehörsorgan der Fische zwei Zonen unterscheidbar sind, nämlich die eigentliche Gehörszone und der Apparat der Gleichgewichtsorgane. Zerstört man die Gehörszone, so verliert das Tier die Fähigkeit auf Schallreize zu reagieren, zerstört man die andere Zone [IV, 6*a*], so verliert das Tier seinen Gleichgewichtssinn. Es herrschen also bei den Fischen ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den Säugetieren, wenn auch der Bau des Gehörorgans ein viel einfacherer ist.

Die Fische besitzen aber neben dem Gehörsapparat ein Organsystem, das von manchen als eine Art Manometer angesehen wird, durch das die Tiere instand gesetzt sind, Druckdifferenzen und Wasserströmungen wahrzunehmen, nämlich die Organe der Seitenlinie. Diesbezüglich wurden gleichfalls Versuche angestellt (Hofer 1907), die derart angeordnet wurden, daß man den Tieren die Seitenlinie zerstörte; es zeigte sich nun, daß die Tiere nicht mehr die Fähigkeit besaßen, Wasserströmungen wahrzunehmen, sondern sich von der Strömung forttragen ließen. Wieweit dabei ein allgemeiner Muskeltonus beteiligt war, lassen die Versuche nicht erkennen.

Interessant sind die Versuche von Piper (1906, 1910, 1911), dem es gelang vom Akustikus bei Fischen Aktionsströme abzuleiten, jedoch nur dann, wenn auf das Ohr Töne einwirkten. Ein schwacher Aktionsstrom wurde bei Erschütterungen erhalten,

dagegen ließ sich aber keiner nachweisen, wenn der Nerv chemisch gereizt wurde.

Von den Wirbellosen möchte ich einige Beispiele anführen. Die Fragestellung ist hier wieder eine ähnliche wie bei den Wirbeltieren: Hören die Tiere überhaupt, sprechen diese Tiere auf Töne, die wir hören, an, oder sind sie bloß auf Erschütterungen eingerichtet; läßt sich weiters ein bestimmter Gleichgewichtssinn unterscheiden?

Es gibt bei den niederen Tieren eine große Reihe von Gleichgewichtsapparaten (wie Otholithen usw.), die als Erschütterungsorgane anzusprechen sind und auch an der Erhaltung des Gleichgewichtes mitbeteiligt sind. Dahin gehören die am ersten Fühler der Garneele und der gewöhnlichen Krevette befindlichen Organe, die aus einem Konkrement bestehen, das auf einer federnden Membran aufgesetzt ist [IV, 7, gelb]. Dieses Konkrement braucht aber kein Erzeugnis des Tierkörpers selbst zu sein, sondern ein Sandkörnchen oder irgend ein andres festes Partikelchen aus der Umgebung kann von dem Tier künstlich in das Organ hineinpraktiziert werden. Wenn man das Loch bei frisch gehäuteten Tieren gut ausschabt und den Tieren keine Gelegenheit gibt neue Konkremente aufzunehmen, so sind die Tiere nicht imstande zu schwimmen; wohl vermögen sie sich ganz gut kriechend am Boden fortzubewegen, was sicherlich durch die Tastempfindung der Beine vermittelt wird (Delâge 1886, 1887). Doch soll nach einiger Zeit wieder das normale Gleichgewichtsvermögen hergestellt werden (Steiner 1887).

Kreidl (1893) hat nun den Versuch so variiert, daß er den entstateten Tieren Eisenfeilspäne in die Organe einführte. Die Tiere verhalten sich zunächst ganz wie normale Tiere. Bringt man nun aber von der Seite her einen starken Magneten in die Nähe der Tiere, so stellen sich die Tiere nun so ein, als würden sie fürchten nach der Seite des Magneten zu fallen [IV, 7 *a*]. Das Tier hat sich in ein ganz neues Gleichgewicht eingestellt. Kreidl zog daraus den Schluß, daß es sich hier um ein spezielles Gleichgewichtsorgan handelt.

Bei den Insekten finden sich statische Organe vor, die an ganz verschiedenartigen Stellen des Körpers gelegen sind, aber einen analogen Bau aufweisen. Über derartige Organe sind bei Nepa cineraria von Baunacke (1912) Versuche angestellt worden. Die Nepa, auch Wasserskorpion genannt, besitzt an

ihrem Abdomen statische Organe, die dazu dienen, die Lage des Tieres im Raume zu erhalten. Baunacke setzte nun die Tiere auf eine Kippschaukel; die Tiere gehen nicht zu tief ins Wasser; werden sie mit der Kippschaukel tiefer ins Wasser eingetaucht, so dreht sich das Tier um und kriecht nach oben [IV, 8]. Exstirpiert man aber das Abdominalorgan, so geschieht dies nicht, sondern das Tier wandert auch weiter tiefer ins Wasser [IV, 8*a*]. Analog fällt der Versuch aus, wenn man den Gesichtssinn ausgeschaltet hat.

Bei den Würmern ist die Frage nach dem Gehör durch Versuche von Winterstein (1909) und Körner (1909) im positiven Sinne gelöst worden. Winterstein führte Versuche an Röhrenwürmern aus. Diese Tiere besitzen einen Tentakelkranz, den sie aus ihrer Röhre hervorstrecken [IV, 9] und manchmal einziehen. Bei starker Erschütterung ziehen alle Tiere diesen Kranz ein. Winterstein prüfte nun das Verhalten der Tiere beim Anblasen einer Mundpfeife. Es zeigt sich nun tatsächlich, daß jede anblasbare Intensität genügte, die Tiere zum Zurückziehen zu veranlassen [IV, 9 *a*], während selbst bei etwas stärkeren Erschütterungen keine Reaktionen zu beobachten waren.

Ähnlich fielen die von Körner (1909) an Tubifex ausgeführten Versuche aus. Die Tiere zuckten beim Anblasen einer Mundpfeife zusammen, während bloße Erschütterungen oft ziemlich stark sein mußten, um eine Reaktion auszulösen.

Der Tastsinn geht bei höherer Intensität in den Schmerzsinn über. Beim Menschen nimmt man an, daß der Schmerzsinn an bestimmte Nerven gebunden ist. Bei niederen Tieren hat man aber jedenfalls Reaktionen, die man als direkte Schmerzreaktionen auffassen könnte, nicht nachweisen können. Als Schmerzensäußerung ist beispielsweise die sprichwörtliche Krümmung des getretenen Wurmes betrachtet worden. Norman (1897) hat aber darauf hingewiesen, daß wenn man einen Wurm in zwei Teile schneidet [IV, 10], der vordere Teil, in welchen sich die meisten Nerven befinden, ruhig weiterkriecht, während sich gerade der hintere nervenärmere Teil stark krümmt.

Ein anderes instruktives Beispiel findet sich bei den Wirbeltieren. Wenn man einer Eidechse den Schwanz abschneidet, beziehungsweise durch Autotomie abtrennt, so führt der abgetrennte Schwanz die heftigsten Bewegungen aus, von einer

Schmerzempfindung des isolierten Schwanzes kann aber doch wohl nicht die Rede sein. Wir haben also kein objektives Merkmal dafür, daß niedere Tiere Schmerzen empfinden.

Wie es mit der Ansprechung von Organen als bestimmte Sinnesorgane ohne vorhergegangene experimentelle Prüfung bestellt sein kann, möge an folgendem Beispiel gezeigt werden. Die Medusen besitzen am Schirmrande Organe, die man als Ocellen bezeichnete; sie wurden ursprünglich als Augen, später als statische Organe u. dgl. erklärt. Die experimentelle Prüfung ergab aber, daß die Exstirpation dieser Organe keinerlei Ausfallerscheinungen im Gefolge hat; es kommt also diesen Organen keine der ihm zugeschriebenen Funktionen zu (Murbach 1903).

Reaktionen der Tiere auf Erschütterungen mechanischer Natur sind allgemein verbreitet; sie beruhen wahrscheinlich auf der Ausbildung von Resonatoren, welche die Form der Erschütterung nach Art und Richtung der Bewegung zu sondern erlauben; die besondere Bevorzugung von bestimmten Luftwellen, welche bei uns Schalleindrücke erzeugen, trifft sich auch bei vielen Tierarten, wobei sich aber ganz nahe verwandte Formen darin sehr verschieden verhalten können, weshalb vor Generalisierungen für die Tiergruppen gewarnt werden muß.

V. Kapitel.

Kompensationen (Mechanokorrelation).

Wir haben gesehen, daß vielfach Kompensationserscheinungen in den Perzeptionen der Tiere eintreten; ich erinnere an die kompensatorischen Augenbewegungen, welche Tiere auf der Drehscheibe machen, an die Stellung der Garneele, welche in ihrem Gleichgewichtsorgan Eisenfeile an Stelle der Sandkonkremente besitzt und dem Einfluß eines Magneten ausgesetzt nun eine kompensatorische Bewegung ausführt, indem sie sich schräg stellt. Solche Kompensationen kommen im Tierreiche außerordentlich

häufig vor. Viele Tiere, darunter namentlich jene, die ein komplizierter gebautes Nervensystem besitzen, sind imstande, bei Ausfall einer normalen Funktion infolge Zerstörung der betreffenden Gehirnsphäre diese zu ersetzen durch erhöhte Funktion einer anderen Sphäre des Nervensystems: so ist z. B. die Tastempfindung bei Blinden außerordentlich hoch entwickelt. Jedoch gilt dies nicht für alle Fälle; bei manchen Tieren kommen Situationen vor, aus welchen sich die Tiere nicht zu helfen vermögen. So ist an Seeigeln ein Versuch ausgeführt worden, der die normale Tastempfindung dieser Tiere betrifft. Wenn ein Seeigel sich in normaler Stellung auf einer Unterlage befindet, so ist er daran mit seinen Saugfüßchen angeheftet. Wird ein Seeigel umgedreht, so hat er die Tendenz, sich nach der einen Seite so zu drehen, daß wieder die orale Seite der Unterlage zugekehrt ist. Wird ein Seeigel auf einer Seite derart kahl geschoren, daß alle Füßchen entfernt sind, so trachtet er zunächst eine solche Stellung einzunehmen, die ihm das Umkehren ermöglichen würde; er kommt aber nun in eine Lage, in welcher ihm die Füßchen zur Weiterbewegung in dieser Richtung fehlen. Nun ist der Seeigel nicht mehr imstande sich weiter zu drehen, sondern verharrt bis zu seinem Tode in dieser Stellung, aus welcher er sich durch Änderung der Drehungsrichtung befreien könnte (Romanes und Ewart 1881). Hier ist also eine wichtige Kompensationsbewegung nicht aufgetreten.

Ob den Echinodermen überhaupt die Fähigkeit zukommt, aus vergangenen Situationen etwas zu lernen oder ihr Verhalten überhaupt nach den ihnen zustoßenden Zufälligkeiten zu modifizieren, darüber gibt es eine große, an widersprechenden Angaben und Auffassungen reiche Literatur, welche sich in einer neuen Arbeit von Cowles (1910) zusammengestellt findet.

Der „Selbstwendungsreflex“ ist im Tierreiche weit verbreitet.

Man hat in früheren Jahren zahlreiche Versuche an Wirbeltieren ausgeführt, um zu sehen, wie die einzelnen Empfindungen und Assoziationen im Zentralorgan lokalisiert sind und hat einige Sphären bestimmt, deren Entfernung oder Erkrankung einen Ausfall dieser betreffenden Empfindung oder Funktion herbeiführt. So führen Erkrankungen des in der linken Stirnwindung der linken Großhirnhemisphäre gelegenen Sprachzentrums zur Aphasie. Es zeigte sich aber, daß derartig erkrankte Individuen, namentlich wenn sie noch jung sind, trotzdem die Fähigkeit gewinnen, wieder

zu sprechen. Von Munk (1881) u. a. sind Versuche ausgeführt worden, welche ergaben, daß die Zerstörung oder Exstirpation einer bestimmten Stelle im Großhirn, dem sogenannten Sehzentrum beim Hunde bewirkt, daß die Tiere nicht mehr zu sehen vermögen. Es hat sich aber herausgestellt, daß die Tiere mit der Zeit doch wieder das Sehvermögen erlangen. Die Tiere sollen aber nicht imstande gewesen sein, die ursprünglich abgelagerten Erinnerungsbilder zu reproduzieren.

J. Loeb (1884, m. Lit. 1889) hat Versuche an Hunden ausgeführt, die zeigten, daß dieses kompensatorische Eintreten anderer Teile des Gehirns doch anders zu deuten ist. Loeb hat Hunden das Sehzentrum exstirpiert und hat diese Hunde 14 Tage und noch länger im finsteren Zimmer gelassen. Es war ganz ausgeschlossen, daß diese Tiere während dieser Zeit optische Erinnerungen erworben hatten, die Tiere waren aber sofort, nachdem sie aus dem Dunkeln herausgelassen worden waren, sehend. Diese Kompensationen sind also darin zu suchen, daß die entsprechenden segmentalen Zonen im Gehirn vorhanden sind. Für den Ausfall einer Funktion genügt es nicht, daß an einer bestimmten Stelle eine Zone herausgeschnitten wurde, die vorzüglich dieser Funktion gedient hat, denn es ist damit durchaus nicht gesagt, daß nicht auch die übrigen Teile der Gehirnpartie Gesichtsempfindungen aufnehmen können und solche die von früher in Erinnerung waren, wieder zu reproduzieren vermögen.

Wir wollen nun von diesen kompensatorischen Funktionen, die nervöser Natur sind, übergehen zu Kompensationen von morphologischer Natur, bei welchen es sich nicht bloß um die Übernahme von Funktionen eines andern Teiles, sondern um den Aufbau und die morphologische Veränderung eines Teiles nach Entfernung eines entsprechenden andern Teiles handelt. Viele Beispiele dafür liefert uns die Regenerationslehre, auf die aber in diesem Bande nicht näher eingegangen werden soll. Es sei hier nur flüchtig auf die Wachstumsbeschleunigung regenerierender Glieder bei niederen Tieren hingewiesen (vgl. Bd. 2 *Regeneration*). Dabei können benachbarte Teile kompensatorische Reduktionen erfahren, so der Kamm bei männlichen Tritonen, denen der Schwanz abgeschnitten wurde, u. ä. andere Fälle bei Amphibien (Kammerer 1908). Fühler der Wasserassel, welche in verschiedenen Höhen abgeschnitten wurden, erscheinen schon nach der ersten Häutung in gleicher Länge (Zuelzer 1908); ferner

sei auf die merkwürdige Kompensation hingewiesen, die bei Wasserkäfern zu beobachten ist, wenn deren eine Mandibel entfernt wird (Megušar 1908). Es findet dann eine Reduktion der bleibenden Mandibel statt, während die andere regeneriert. Bei Würmern werden schon bestehende Teile zur rascheren Wiederherstellung eines dem normalen analogen Zustandes verwendet. So ist bei vielen Röhrenwürmern nur das Operculum der einen Seite entwickelt, während das andere verkümmert ist. Wird nun das entwickelte Operculum entfernt, so wächst das anderseitige verkümmerte zur Kieme heran (Zeleny 1905). Derartige Beispiele ließen sich leicht vermehren.

Verhältnismäßig einfach liegen die Verhältnisse bei paarig angeordneten Organen, von welchen das eine entfernt wurde. Wird bei einem Kaninchen oder Meerschweinchen die eine Niere exstirpiert, so übernimmt die andere nicht nur die Funktion derselben, sondern nimmt auch die doppelte Größe an und ersetzt so auch morphologisch die Niere der Gegenseite. Derartige Versuche wurden von Ribbert (1894) und in neuerer Zeit von Stotsenberg (1913) und Hatai (1913) ausgeführt, die an der weißen Ratte einseitig das Ovarium exstirpierten, worauf eine Größenzunahme des gegenseitigen Ovariums zu beobachten war. An Schmetterlingen wurde dasselbe gefunden (Kopeč 1911).

Ein merkwürdiges Beispiel derartiger Kompensationen ist von den Wiederkäuern bekannt. Es handelt sich hier um den Zusammenhang zwischen verschiedenen Körperverletzungen und der Ausbildung des Geweihes bei Hirschen. Das Geweih der Hirsche wird jedes Jahr erneuert. Das Hirschgeweih ist außerordentlich reich mit Blutgefäßen versorgt (Rörig 1900) [V, 1] und weist ein außerordentlich starkes Wachstum auf. Es hat sich nun gezeigt, daß verschiedene Verletzungen dieser Tiere zu auffallenden Veränderungen in der Geweihbildung führen. Rörig (1901), der ausgedehnte und sorgfältige Untersuchungen über diesen Gegenstand ausgeführt hat, beschreibt drei verschiedene Arten von Geweihmißbildungen, welche durch Verletzung bewirkt werden, die nicht das Geweih und die Stirnzapfen betreffen. Die speziellen vier Arten von Verletzungen, die Rörig studiert hat, sind folgende: 1. Verletzung des Genitales oder der Testikeln. In solchen Fällen kommt es zur Bildung des sogenannten Perückengeweihes der Hirsche [V, 1 *a*] und Reh-

böcke [V, 1 *A*]; es handelt sich hiebei, wie wir später sehen werden, um eine chemische Korrelation (vgl. Innere Sekretion der Genitalorgane). 2. Verletzung der Vorderextremitäten [V, 1 *B*]. Die spezielle Lokalisation der Verletzung ist dabei von keiner großen Bedeutung. In diesen Fällen erfolgt nur eine sehr kümmerliche Ausbildung des Geweihes [V, 1 *b*]. 3. Verletzung einer linken Hinterextremität [V, 1 *γ*]. Bei dieser Art von Verletzung kommt nur eine Verkümmerung des Geweihes der rechten Seite [V, 1 *c*] zustande. 4. Verletzung der rechten Hinterextremität [V, 1 *δ*]. In solchen Fällen erfolgt eine Verkümmerung des Geweihes auf der linken Seite [V, 1 *d*]. Die Fälle 2 bis 4 lassen kaum eine andere Erklärung zu, als daß durch die Verletzung eine Störung des Blutzuflusses bewirkt wirkt. Man könnte zwar auch an andere Faktoren denken, wie etwa an nervöse Einflüsse, jedoch hat dies keine große Wahrscheinlichkeit für sich, wie man denn überhaupt den nervösen Einflüssen bei den Regenerationsvorgängen, bei der Kompensation und sogar der Transplantation bisher eine zu große Bedeutung beigelegt hat. In der Regel ist es die Blutzufuhr, die maßgebend für die Ausbildung des Gewebes ist. Es handelt sich mehr um eine mechanische Art der Beeinflussung, und nicht um eine spezielle Innervation.

Bei den Amphibien sind uns durch die Untersuchungen von Kammerer (1905) über den Einfluß verschiedener Vorgänge auf die Metamorphose der Urodelen Tatsachen bekannt geworden, die, wenn auch deren Natur uns noch nicht völlig klar ist, doch in dieselbe Kategorie gehören dürften. Bei der zunächst noch extremitätenlosen Kaulquappe der Kröte kommen zuerst die hinteren Extremitäten zum Vorschein [V, 2]. Läßt man das Tier sich normal weiter entwickeln, so erscheinen auch die Vorderextremitäten, und zwar meist zuerst die rechte [V, 2 *a*], öfter auch beide gleichzeitig. Bei solchen Kaulquappen, die schon so alt sind, daß nach Abschneiden einer hinteren Extremität dieselbe nicht mehr regeneriert wird, erfolgt der Durchbruch der Vorderbeine an jener Seite zuerst, an der das Hinterbein abgeschnitten wurde [V, 2 *b*]. Nimmt man jüngere Larven, die abgeschnittene Extremitäten noch zu regenerieren vermögen, so zeigt sich das Gegenteil: Es wird jene Seite gefördert, auf der das Hinterbein nicht abgeschnitten wurde und kein Regenerat zu bilden hat [V, 2 *c*].

Von diesen Fällen, die noch nicht völlig aufgeklärt sind, in denen es sich aber wahrscheinlich um eine verschiedene Beanspruchung der zugeführten Blutmenge handeln dürfte, möchte ich übergehen zu analogen Fällen im Gebiete des Nervensystems, wobei es sich darum handelt, daß die Funktion von paarig miteinander verknüpften Organen sich modifiziert, wenn das eine Organ entfernt oder durchschnitten wurde, und zwar möchte ich hier die Versuche von Matula (1913) erwähnen, der sich mit Fröschen beschäftigte, deren Rückenmark quer durchtrennt worden war [V, 3]. Es wurde nun die reflektorische Erregbarkeit der Hinterextremität durch Reizung der Zehen mit dem elektrischen Strome geprüft. Es ergab sich eine bestimmte Reizempfindlichkeit. Wurden nun die motorischen Wurzeln des Ischiadicus der Gegenseite durchtrennt, so ergab sich eine erhöhte Reflexerregbarkeit [V, 3*a*]. Wir sehen also, daß hier die Nervenerregung eine Kompensation gesucht hat und daß sie, da sie auf der einen Seite keinen motorischen Ausgleich erreichen konnte, auf der anderen Seite eine Erhöhung des Effektes bewirkte.

Ähnliche Versuche wurden an Libellenlarven [V, 4*b*] ausgeführt. Durchschneidet man bei einer Libellenlarve das Bauchmark oberhalb des dritten Thorakalganglions [V, 4*M*], so kann man öfters an den beiden nervös isolierten Hinterbeinen rhythmische alternierende Bewegungen beobachten. Zählt man diese Bewegungen, so findet man, daß deren Frequenz pro Minute eine bestimmte Zahl (n) beträgt. Fixiert man nun die eine Extremität und verhindert sie an ihrer Bewegung, so zeigt sich nun, daß die Bewegungen des freien Beines genau um das doppelte in ihrer Frequenz zugenommen haben [V, 4*a*], also nun eine Rhythmik von 2 n pro Minute aufweisen (Matula 1911). Diese Versuche sind auch darum von Interesse, weil sie zeigen, daß es sich offenbar auch im Nervensystem um einen gewissen Strom handelt, der sich vergleichen läßt mit einem fließenden Strom in einem Röhrensystem.

Ich möchte hier schließlich auf Versuche verweisen, die ganz ähnliche Verhältnisse für morphologische Bildungen erwiesen haben und bei welchen es mir gelungen ist, nachzuweisen, daß es sich nicht um Innervationen handeln kann; nämlich auf Versuche über die Scherenumkehr der Krebse. Von Nothnagel (1885) wurde bereits beobachtet, daß einscherige Flußkrebse eine verhältnismäßig viel zu schwere Schere hatten, daß also die

bleibende Schere imstande ist, sich kompensatorisch zu vergrößern. Dieser Fall kann natürlich nur dann eintreten, wenn keine Regeneration auf der anderen Seite stattfindet (vermutlich bloß bei sehr alten Krebsen, die sich nur mehr selten oder gar nicht häuten).

Es gibt nun aber Krebse, die von Natur aus verschiedene Scheren besitzen. Wird bei einem solchen Krebse die eine Schere, und zwar die stärkere, entfernt, so kommt es zur kompensatorischen Vergrößerung der Schere der Gegenseite, wobei sich diese nun nicht bloß allein vergrößert, sondern auch alle morphologischen Charaktere der abgeschnittenen Schere annimmt. Das ist die bekannte „Scherenumkehr". Nun ist von Wilson die Behauptung aufgestellt worden, daß es sich dabei um einen Einfluß des Nervensystems handelt, und zwar sollen nur bei intaktem Nervensystem zwei verschiedene Scheren auftreten. Bei Durchschneidung des Nervensystems sollte Derartiges nicht eintreten. Ich habe nun die Versuche Wilsons nachgeprüft und sie wohl bestätigen können, konnte aber gleichzeitig feststellen, daß deren Deutung eine falsche ist. Ich möchte an dieser Stelle nur die Versuche erwähnen, welche zeigen, daß das Nervensystem keine Rolle spielt, weil sie uns an dieser Stelle interessieren. Als Versuchsobjekt diente Alpheus [V, 5], das Pistolenkrebschen. Bei Autotomie der großen oder Knackschere bildet sich die kleinere Zwickschere zur Knackschere um, während erstere als Zwickschere [V, 5 *a*] regeneriert. Wenn ich nun den Versuch ebenso wie früher ausführe mit der Abweichung aber, daß ich den Scherennerven der kleinen Schere durchschneide, was sich an der Lähmung der Schere erkennen läßt, so zeigt sich, daß trotz der nervösen Lähmung eine Umbildung der kleinen Schere in die große stattfindet [V, 5 *b*]. Man könnte hier einwenden, daß es sich um einen Rhythmus handelt, der im Tiere drin steckt. Daß dies aber nicht zutrifft, läßt sich beweisen, indem man den Versuch so ausführt, daß man auf der einen Seite die kleine Schere vollständig exstirpiert, wodurch das Wachstum sehr herabgesetzt wird. Auf der anderen Seite kann man den Nerv durchschneiden, so daß man auch hier die Schere von der nervösen Verbindung ausgeschaltet hat. Trotzdem wächst hier eine große Schere aus [V, 5 *c*]. Man sieht also, daß es sich wenigstens in diesem Falle nicht um einen nervösen Einfluß handelt, sondern daß die Ursache dafür nur in einer verschiedenen Nahrungszufuhr [vgl. V, 5 *A*] gelegen sein kann (oder

in einem andern noch unbekannten Faktor liegen müßte). (Przibram 1901, 1902, 1905, 1907.)

Zahlreiche Kompensationen von Erregungen und Formbildungen, bei welchen weder eine Vermittlung von Nerven noch eine Wirkung spezifischer Chemismen nachweisbar ist, scheinen in hydromechanischen Verhältnissen das plausibelste Analogon zu finden.

VI. Kapitel.

Funktionelle Anpassung (Mechanoadaptation).

Wir kommen nun zur sogenannten funktionellen Anpassung. Diese wurde zunächst zur Erklärung für die Ausbildung von Formen an tierischen Organen verwendet, die für ihre Funktion eine günstige Form aufwiesen. Es handelt sich zunächst um die mechanische Beanspruchung tierischer Organe und Gewebe und um die Antwort, welche der tierische Organismus erteilt, falls sich diese mechanische Beanspruchung in irgendeiner Beziehung ändert. Eines der gewöhnlichsten Beispiele der funktionellen Anpassung liefert die Struktur der Knochen (bei welcher man überhaupt das erste Mal von funktioneller Anpassung gesprochen haben dürfte). Untersuchungen von Wolff und Roux (vgl. 1895) haben gezeigt, daß der Verlauf der Knochenbälkchen ganz analog ist dem Verlauf von Trajektorien bei mechanischen Konstruktionen. Es handelt sich also um eine ganz speziell zweckmäßige Form. Als Beispiel wollen wir den Verlauf der Knochenbälkchen im normalen Oberschenkel betrachten [VI, 1]. Der Verlauf der Trajektorien in einem solchen ist folgender:

Es gehen die Knochenbälkchen vom Außenrande aus und verlaufen gekrümmt gegen die Oberschenkelpfanne. Ferner gehen von der Innenseite andere Trajektorien aus, die die ersteren durchkreuzen und auf diese Weise kommt ein Netzwerk zustande, das ganz genau den Linien entspricht, die die Druckbeanspruchungen ergeben würden. Es zeigt sich nun aber, daß diese richtige Anordnung in bezug auf die Beanspruchung durch Zug und Druck

nicht nur von den Knochen eingehalten wird, wenn normale Beanspruchung derselben erfolgt, sondern auch bei abnormaler Beanspruchung, wie sie bei pathologischer Veränderung infolge von Fraktionen u. dgl. stattfindet, sich neu einstellt. Nebenstehend [VI, 1*a*] ist eine den Tafeln Roux' entnommene Zeichnung wiedergegeben, welche einen Fall darstellt, in dem eine Verwachsung des Oberschenkels mit der Hüftpfanne erfolgt war. Es zeigt sich nun, daß jene zweckmäßige Struktur, die früher in jedem Knochen selbständig aufgetreten war, nun beide Knochen in sich begreift, so daß also eine strukturelle Änderung in beiden eingetreten sein muß, entsprechend der gemeinsamen Druckbeanspruchung beider Knochen. Roux hat in neuerer Zeit Modelle konstruiert, die veranschaulichen sollen, wie eine solche Druckbeanspruchung zustande kommt. Diese Modelle sind zweierlei Natur: 1. Handelt es sich um ein Gummimodell, bei welchem ein dicker, in Form des Oberschenkellängsschnittes zugerichteter Gummistreifen an seiner Oberfläche von zwei sich kreuzenden Riefensystemen bedeckt ist [VI, 1*b*]. Wird nun dieser Gummistreifen durch Druck beansprucht, so biegt er sich in bestimmter Weise und auch die Riefungen biegen sich [VI, 1*c*], so daß sie nun ein System von zwei sich kreuzenden Trajektorien darstellen, das ganz jenem entspricht, das sich im Knochen vorfindet. Es ist also einerseits der Druck selbst, der auch bei einem Gebilde, das nicht zweckmäßigerweise zu reagieren vermag, die einzelnen Beanspruchungslinien ändert. Natürlich werden in einem solchen Gebilde die Richtungen, welche auf Zug oder Druck beansprucht werden, nicht verstärkt, wie dies beim Knochen der Fall ist. Die Erklärung für diese Verstärkung sehe ich in den bereits schon früher vorgebrachten Theorien (vgl. Exper.-Zool., 4. Bd., II. Kap.); es handelt sich wahrscheinlich um ein Ausfallen der Knochensubstanz gerade an jenen Stellen, an welchen infolge des hohen Druckes die lebenden Zellen nicht erhalten bleiben, sondern einem degenerativen Abbau unterliegen. Nach den Untersuchungen von Pauli ist das abgebaute Eiweiß nicht mehr imstande, größere Mengen von Kalksalzen in Lösung zu halten, diese werden also gerade an diesen Punkten ausfallen.

Die zweite Modellart, welche Roux konstruiert hat, bezieht sich auf eine Gummischeibe, die in der Mitte eine Öffnung trägt [VI, 1*d*]. Die Gummischeibe selbst ist von einer dünnen Stearinschicht bekleidet. Beansprucht man nun dieses Modell auf Druck,

so bilden sich Drucklinien aus, nach denen Sprünge im Stearin erfolgen. Auch beim Nachlassen der Beanspruchung veranschaulichen diese Sprünge das System der sich kreuzenden Trajektorien.

Es hat sich auch bei anderen Organen gezeigt, daß die Trajektorien in der auf Zug und Druck beanspruchten Richtung zweckmäßig ausgebildet sind (vgl. noch Gebhardt 1903, Levy 1904, Triepel 1908, Oppel 1910).

Ich gehe nun zu einem weiteren Versuche über, der aber nicht den Verlauf der Trajektorien im Knochen zum Gegenstande der Untersuchung hat, sondern die allgemeine Knochenform selbst, nämlich zu Untersuchungen von Fuld (1901). Diese Untersuchungen setzten ein an zufällig in der Natur gefundenen zweibeinigen Hunden. Fuld fand, daß die Stellung der Hinterbeine bei solchen Hunden abweichend war von jener der normalen, und zwar auch noch dann, wenn man die Beine in eine entsprechende Stellung gebracht hatte. Fuld machte nun darauf aufmerksam, daß diese Anordnung und auch das Verhältnis der Längen von Ober- und Unterschenkel der entsprechenden Anordnung bei jenen Tieren entspricht, die, wie z. B. das Känguruh, auf den beiden Hinterbeinen hüpfend, sich fortbewegen. Der Oberschenkel ist nämlich im Verhältnis zum normalen Tiere kürzer; Fuld fand, daß überhaupt der Oberschenkel bei springenden Tieren kürzer ist als der Unterschenkel. Fuld hat nun Hunde [VI, 2] verwendet, denen kurz nach der Geburt künstlich die Vorderbeine exstirpiert wurden [VI, 2*a*], wobei es sich herausstellte, daß während des ganzen Verlaufes des Wachstums die Verhältnisse von Ober- und Unterschenkel der Hinterbeine sich so verschoben [VI, 2*d* und *e*], wie beim natürlich zweibeinig geborenen Hunde. Fuld hat die operierten Hunde eingehender anatomisch untersucht und gefunden, daß bei ihnen das Verhältnis zwischen Ober- und Unterschenkel das gleiche ist wie bei hüpfenden Tieren, ebenso auch die Anordnung der Muskeln [VI, 2*b* und *c*]. Die veränderte Beanspruchung beim Hüpfen hat also diese Teile tatsächlich in ihrer Ausbildung derart verändert, daß sie jenen entsprechen, wie sie in zweckmäßiger Weise sich bei hüpfenden Tieren vorfindet. Wie diese Anpassung zustande kommt, ist natürlicherweise noch nicht ganz klar. Wir können auch hier wieder annehmen, daß es eine direkte Veränderung der Beanspruchung ist, die diese Verschiedenheit im Wachstum hervor-

gerufen hat, und demnach auch zur selben Form geführt hat. Ganz ähnliche Verhältnisse fand Kochs (1897) bei vorderbeinlos gemachten Salamandern. Bei diesen werden die Hinterbeine und der Schwanz stark verstärkt. Es ist nun auch in bezug auf die übrigen Organe, die an diesen Veränderungen beteiligt sind, wie z. B. Muskeln, zu erwähnen, daß dieselben gleichfalls in diesen Versuchen sich in entsprechender Weise geändert haben.

Ich möchte hier an die Versuche von Hürthle (1893) erinnern, welche den Einfluß der Bewegungsnerven auf das Schädelwachstum betrafen. Hürthle durchschnitt bei Kaninchen die Gesichtsnerven auf der einen Seite und fand, daß als Folge hievon nicht bloß eine Atrophie der Muskulatur, sondern auch eine solche der Knochen, an welchen erstere inserierten, stattfand. Es fragt sich nun, ob tatsächlich die Durchschneidung des Nerven daran schuld ist, oder ob nicht die verschiedene Beanspruchung der Knochen durch Druck und Zug während des Wachstums schuld an dieser Atrophie ist. In der neuesten Zeit beschrieb Dürken (1911) Degenerationen im Mittelhirn nach frühzeitiger Exstirpation von Extremitäten bei Fröschen und (1912) Mißbildungen der Hinterextremitäten, wenn bei Augenexstirpationen das Mittelhirn geschädigt worden war.

Auch an den Vorderextremitäten der anuren Amphibien wurden Untersuchungen ausgeführt, welche funktionelle Anpassung betreffen, und zwar liegen hier Versuche von Kammerer (1909) über das Auftreten eines zweckmäßig erscheinenden Gebildes vor, dessen zeitliches Auftreten der Beanspruchung der vorderen Extremität beim Begattungsakte entspricht; es handelt sich nämlich um das Auftreten von Brunftschwielen an dem Männchen der Geburtshelferkröte, Alytes obstetricans, die künstlich dazu gezwungen wird, ihre Brut nicht zu pflegen, und zwar in der Art, daß die Tiere infolge hoher Temperatur gezwungen werden, im Wasser zur Kopulation zu schreiten. Die Kopulation der meisten Froscharten erfolgt im Wasser und die Männchen besitzen am Daumen der Vorderextremitäten eine sogenannte Brunftschwiele, die zum besseren Festhalten des Männchens an das Weibchen während der Umklammerung dient und bloß während der Brunftzeit stark anschwillt. Bei der Geburtshelferskröte erfolgt die Begattung in der Regel am Lande und die Männchen besitzen keine Schwiele [VI, 6]. Wurden aber die Tiere gezwungen, sich im Wasser zu begatten, so zeigte sich, daß im Verlaufe von drei

Generationen die Männchen Brunftschwielen [VI, 6 *a*] ausgebildet hatten.

Ich möchte nun übergehen zu einem lange bekannten, aber noch immer nicht eindeutig gelösten Fall von Anpassung, der sich auf den Einfluß der Ernährung bezieht. Pflanzenfresser besitzen bekanntermaßen einen längeren Darm als Fleischfresser. Man hat dies im Zusammenhang mit dem Umstande gebracht, daß die Nahrung der Pflanzenfresser im allgemeinen schwerer verdaulich ist als jene der Fleischfresser, und daher zu ihrer vollständigen Verarbeitung eines längeren Weges bedarf, während die leicht verdauliche Nahrung der Fleischfresser schon in sehr kurzer Zeit von den Verdauungsfermenten angegriffen wird. Es wurden verschiedene Versuche angestellt, um diese Verhältnisse klarzulegen. Babák (1903) fütterte Kaulquappen mit verschiedener Nahrung, und zwar die einen bloß mit pflanzlicher, die anderen bloß mit tierischer Nahrung und bestimmte die Länge des Darmes dieser Tiere. Es zeigte sich nun tatsächlich, daß sich die Darmlängen bei den mit Pflanzen gefütterten [VI, 5 *a*] zu jenen der mit tierischer Kost [VI, 5 *b*] aufgezogenen Larven so verhielten wie 8·3 : 7·6 bis 5·9. Dies sind Werte, die außerhalb der bei den Kaulquappen zu beobachtenden individuellen Schwankungen der Darmlängen liegen. Ähnliche Resultate erhielt Jung (1904). Babák (1905) reichte einem Teil der mit tierischer Nahrung gefütterten Tieren Krebsfleisch, einem anderen Fischfleisch, einem dritten Pferdefleisch und einem vierten schließlich Muschelfleisch. Im letzteren Falle wurden die geringsten Darmlängen, nämlich 5·9 *cm* beobachtet. Babák hat sich nun Rechenschaft darüber zu geben versucht, ob tatsächlich die leichtere Verdaulichkeit der Fleischnahrung hiefür ausschlaggebend ist oder ob aber ein anderer Faktor in Frage kommt. So untersuchte Babák den Einfluß, welchen das Volum der Nahrung auf diese Verhältnisse hat, indem er zur Fleischnahrung verschiedene Beimengungen zusetzte, welche selbst nicht Nahrungsmittel sind.

Durch Zellulose sollte eine mächtige Druckwirkung, durch Glaspulver eine starke Reibungswirkung auf die Darmwand ausgeübt werden. Doch konnte bei den Zellulosetieren bloß 5%, bei den Glaspulvertieren 3—11% Darmverlängerung gegenüber den normal omnivor gefütterten Kaulquappen erzielt werden, während alleinige Pflanzenkost 43% Steigerung noch übertraf.

Schließlich untersuchte Babák (1906) den Einfluß, welchen verschiedene Chemikalien auf die Darmlänge haben, wobei es sich zeigte, daß der Zusatz gewisser Stoffe, namentlich Zusatz von Kalziumsalzen und Asparagin, zu einer beträchtlichen Verlängerung des Darmes führte. Daraus schloß er, daß für die Ausbildung eines längeren Darmes nicht einfach die Notwendigkeit der Passierung einer längeren Darmstrecke zwecks besserer Ausnützung der Nahrung maßgebend ist, sondern daß dafür gewisse chemische Stoffe der Pflanzennahrung verantwortlich sind. An Hunden hatte bereits Rudkoff (1882) gefunden, daß vegetarische Kost eine Verlängerung, reine Fleischkost eine Verkürzung von Dünn- und Dickdarm, Milch ein Dünnwerden der Magenwand hervorbringe. Revilliod (1908) fand bei Ratten durch Milchkost Reduktion des Dünn- und Dickdarmes, bei Pflanzenkost Verlängerung des Dickdarmes eintreten, während bei Pferdefleischkost zwar der Dickdarm verkürzt, aber der Dünndarm auffallend verlängert wurde, vielleicht infolge der schweren Verdaulichkeit dieser Fleischart.

Ein zweiter Fall, der gleichfalls den Verdauungstrakt betrifft, ist der Magen der Vögel. Der Vogelmagen ist, wie man schon längere Zeit wußte, je nach der Kost, die die Vögel genießen, entweder mit einer sehr kräftigen Muskulatur versehen oder aber mit einer ganz dünnen. Der Magen mit kräftiger Muskulatur erscheint namentlich bei den von pflanzlicher Kost lebenden Vögeln ausgebildet, während die Fleischfresser nur einen dünnwandigen Magen besitzen. Es sind nun schon ältere Angaben in der Literatur vorhanden, nach welcher Veränderung der Nahrung bei ein und derselben Vogelart auch eine Veränderung der Magenmuskulatur bewirken soll. Dies wurde von Möven [VI, 4], Eulen und Tauben angegeben (vgl. Exp.-Zool., 3. Bd., Kap. VI). Die älteren Autoren berichten übereinstimmend, daß bei den erwähnten Vögeln die Entwicklung der Muskulatur eine verhältnismäßig geringere ist in den Fällen von Fleischkost gegenüber den mit Pflanzenkost ernährten Tieren. Es sind auch direkte Versuche angestellt worden, die das bestätigen sollen. Brandes (1896) hat später behauptet, daß solche Unterschiede in der Muskulatur, wie sie von jenen Autoren angegeben werden, auch bei normalen Vögeln vorhanden sind. Scheppelmann (1906, 1907) wies aber nach, daß nach den eigenen Angaben von Brandes [VI,

4 *a*] eine Verstärkung der Magenwand bei Pflanzenfressern vorhanden ist. Scheppelmann selbst führte eine Reihe von Versuchen aus, bei welchen eine Anzahl von Gänsen [VI, 3, 3 *a*] mit Körnernahrung, ein anderer Teil hingegen mit breiartiger Nahrung gefüttert wurde. Er fand, daß auch hier Verschiedenheiten der Muskulatur vorhanden sind; die mit Körnernahrung gefütterten besitzen eine stärkere Muskulatur als die, welche mit weicher Nahrung ernährt wurden. Jedoch sind die Veränderungen keine so bedeutenden, als daß man etwas Näheres über die Ursache dieser Veränderungen aussagen könnte.

Wenn wir nun vom Verdauungssystem zur Atmung übergehen, so sehen wir wie auch hier die funktionelle Anpassung an geänderte Atmungsbedingungen in überraschender Weise zutage treten. So reagieren Fische, Nemachilus, durch Beschleunigung der Atmung auf Sauerstoffmangel (Babák und Dědek 1907). Babák (1912) fand, daß manche Tiere auf Sauerstoffmangel nicht mit einer Erhöhung ihrer Atmungstätigkeit zu reagieren imstande sind, wie z. B. der Schwimmkäfer Dytiscus. Er fand weiters (1909), daß ganz junge Fischlarven gleichfalls dazu nicht befähigt sind, wohl aber hingegen der erwachsene Fisch. Junge Amblystoma konnten den Sauerstoffmangel nicht ausgleichen, wohl aber die älteren Tiere, bei denen die Kehlatembewegungen regulierend eintraten (Babák und Kühnová 1909). Weitere Untersuchungen (Babák und Roček 1909) über die bei steigender Temperatur erfolgende Vermehrung der Atmung ergaben, daß hierbei noch der sekundäre Einfluß eines zweiten Zentrums ins Spiel kommt, denn die Atmung wird bei Zunahme um eine bestimmte Anzahl Wärmegrade viel bedeutender erhöht als nach dem bloßen Temperatureinfluß zu erwarten wäre.

In unserer Experimental-Zoologie interessieren uns mehr noch als die physiologischen Automaten zur Anpassung an vorübergehenden Sauerstoffmangel jene Einrichtungen des Organismus, welche in Änderungen der Formen als Anpassung an langanhaltenden Sauerstoffbedarf auftreten. Leider liegen hierüber noch wenige Versuche vor, so daß ich mich darauf beschränken muß, auf eine zusammenfassende Schrift von Babák (1910) zu verweisen, in welcher die Literatur über den Zusammenhang zwischen Oberflächenentwicklung der respiratorischen Teile und dem Bedarf an Sauerstoff zu finden ist.

Ebenso wie bei der funktionellen Anpassung an mechanische Beanspruchungen die mehr dem Zug oder Druck ausgesetzten Teile sich verstärken, so wird bei starker funktioneller Inanspruchnahme der Respirationsorgane eine Vergrößerung derselben, namentlich durch Vergrößerung der Oberfläche herbeigeführt (vgl. auch die im 3. Bd. der Exp.-Zool. zitierten Arbeiten von Kammerer über die Veränderung der Lungen und Kiemen von Amphibien bei zwangsweisem Wechsel des äußeren Mediums).

Bei den Wirbeltieren sind die roten Blutkörperchen als respiratorische Organe neben den fächerig unterteilten Lungen oder fiederartig verzweigten Kiemen anzusehen; es ist ja lange behauptet worden, daß bei sinkendem Luftdruck in der größeren Erhebung vom Meeresspiegel eine Verkleinerung, aber Vermehrung der roten Blutkörperchen des Menschen und der Säuger überhaupt eintrete. Dies würde einer bedeutenden Zunahme ihrer respiratorischen Oberflächen gleichkommen, welche den sonst an bedeutende Sauerstoffzufuhr angewiesenen Warmblütern eine Anpassung an einen geringeren Partiardruck des Sauerstoffes gestatten könnten.

Anderseits haben die Amphibien sehr große Blutkörperchen, sie bedürfen überhaupt verhältnismäßig geringer Mengen Sauerstoff zur Lebenserhaltung und die geringe funktionelle Beanspruchung steht mit der verhältnismäßig geringeren respiratorischen Oberfläche der Blutkörperchen im Einklang.

Die Anpassung der Tierorgane an funktionelle Beanspruchung, sei es nun an die mechanische Beanspruchung der Stützgewebe oder an die Bearbeitung der Nahrung oder die Inanspruchnahme respiratorischer Oberflächen bei geändertem Partiardrucke des Sauerstoffes läßt sich experimentell nachweisen.

VII. Kapitel.

Geruch- und Geschmacksunterscheidung (Chemorezeption).

Wir wollen uns nun mit den chemischen Sinnen der Tiere beschäftigen. Hier handelt es sich um jene Reaktionen der Tiere, die durch spezielle chemische Stoffe ausgelöst werden, im Gegensatz also zu den früher behandelten Reaktionen und Empfindungen, die durch Berührungen und Erschütterungen mechanischer Natur beziehungsweise durch die Wellen des Lichtes ausgelöst wurden. Wir selbst kennen aus unserer eigenen Erfahrung zwei voneinander wohl abgegrenzte chemische Sinne, den Geruchs- und den Geschmackssinn. Der Geruchssinn ist ein Fernsinn, indem er gestattet, Gegenstände, die sich nicht in unmittelbarer Berührung mit dem Empfindungsorgan befinden, wahrzunehmen. Der Geschmackssinn hingegen ist ein Nahsinn, indem er nur die Wahrnehmung solcher Gegenstände gestattet, die direkt an das Geschmacksorgan herangebracht werden. Dieser Unterschied beruht auf dem verschiedenen Objekt, das wahrgenommen wird. Die Riechstoffe sind gasförmige flüchtige Körper, die sich von dem betreffenden zur Wahrnehmung mittels des Geruchssinnes gelangenden Körper loslösen, während es sich beim Geschmacke direkt um Lösung von Teilen des Körpers, der an das Geschmacksorgan herangeführt wird, handelt.

Man könnte denken, daß es sich im Grunde um denselben Sinn handelt, und daß die einzige Verschiedenheit zwischen den beiden Sinnen in der verschiedenen Entfernung des wahrgenommenen Objektes besteht; das ist aber nicht richtig. Es gibt nämlich Substanzen, die einen sehr deutlichen Geruch, aber keinen Geschmack besitzen, während andere Substanzen, die einen ganz ausgesprochenen Geschmack aufweisen, vollständig geruchlos sein können.

Außer diesen beiden voneinander streng zu unterscheidenden chemischen Sinnen gibt es noch Übergangssinne, von welchen wir nicht genau wissen, ob sie bloß chemische Qualitäten aufnehmen, oder ob sie den Übergang von den chemischen Sinnen zum Tastsinn bilden. Sie sind bei den Wirbeltieren nicht sehr ausgesprochen, spielen aber im Geschlechtsverkehr derselben keine

ganz unbedeutende Rolle (Belecken der Tiere usw.). Ausgesprochener sind diese Sinne bei niederen Tieren, bei welchen es Fühler und Taster gibt, die man direkt als Organe für Kontaktgeruch bezeichnet hat.

Wir wollen uns zunächst mit dem Geruchssinn eingehender beschäftigen. Von den niederen Tieren ist bezüglich der Infusorien und Coelenteraten zu bemerken, daß von irgend einer Reaktion auf Geruch wenig oder überhaupt nichts zu bemerken ist. Die Versuche von Scheffer (1910) bezüglich der Nahrungsaufnahme und Nahrungsauswahl von Stentor haben diesen Forscher zur Überzeugung geführt, daß hier lediglich der Tastsinn für die Auswahl eine Rolle spielt. Er fand, daß bestimmte Körper und Infusorien in das Innere von Stentor eingeführt werden, gleichgültig ob diese nun lebendig oder tot, ob sie nun in stark riechende oder schmeckende Substanzen getaucht sind. Die Infusorien treffen bezüglich ihrer Nahrung eine sehr genaue Auswahl, besonders wenn sie nicht sehr hungrig sind, eine Erscheinung, welche zeigt, daß die Nahrungsaufnahme dem Verhalten der höheren Tiere analog ist. Scheffer weist darauf hin, daß die hungrigen Infusorien Dinge aufnehmen, die sie bei Sättigung nicht fressen würden; er beschreibt auch, in welcher Weise die Infusorien die Auswahl treffen, wie hiebei die Wimpern des Peristomrandes nicht immer gleichzeitig nach derselben Richtung schlagen und so gleichzeitig ein Futtertier aufgenommen, ein anderes abgestoßen wird.

Bei den Coelenteraten ist es nicht gelungen, das Vorhandensein eines Geruchsorgans nachzuweisen. Sie sind nicht imstande, eingebrachte Köder von der Entfernung zu wittern. Erst wenn die Tentakeln mit der Nahrung in Berührung kommen, erfolgt die Aufnahme derselben. Ob ein Geschmackssinn stets in Frage kommt, ist noch nicht festgestellt (vgl. Washburn 1909).

Bei den Arthropoden sind in dieser Richtung zahlreiche Untersuchungen gemacht. Bei diesen kommen Organe vor, die in ausgesprochener Weise für die Geruchswahrnehmung eingerichtet sind, und die man schon frühzeitig als Geruchsorgane bezeichnet hatte. Als derartige Geruchsorgane sind die Fühler der Dekapoden-Crustaceen anzusehen [VII, 1]. Die Dekapoden besitzen zwei Paar Fühler, von denen das vordere oder innere Paar mit drei Geißeln versehen ist und auch als Antennula bezeichnet wird. Das zweite Fühlerpaar trägt nur je eine Geißel,

die meistens außerordentlich lang ist. Versuche, welche von Doflein (1910) ausgeführt wurden, haben ergeben, daß die beiderseitige Entfernung der ersten Antenne oder bloß die beiderseitige Entfernung der Geißeln derselben die Garneele der Fähigkeit beraubt, Fleisch von der Ferne wahrzunehmen. Die erste Antenne ist also die Geruchsantenne; an ihrer Basis besitzt sie einen Statolithen, dessen Bedeutung verschieden gedeutet wird. Nach einigen soll er als statisches Organ, nach anderen als Gehörsorgan zu betrachten sein.

Die zweite Antenne besitzt nicht jene ausschließliche Eignung zum Geruchsorgan, wenigstens nicht in dem Sinne, daß ihre Entfernung das Tier verhindern würde, die Nahrung von der Ferne zu wittern. Wohl aber sollen in ihr Organe liegen, die es dem Tiere ermöglichen, die Geruchswirkungen in einer uns unbekannten Weise zu analysieren. Man könnte hiebei entweder an den schon erwähnten Kontaktgeruch denken oder aber an einen sogenannten topochemischen Sinn, also einen Geruchssinn, der sozusagen mit räumlichen Vorstellungen verknüpft ist. Versuche nach dieser Richtung sind keine beweisenden angestellt worden (vgl. hiezu Bethe 1898).

Ebenso wie bei den Krebsen finden sich auch bei den luftatmenden Arthropoden (Tracheaten), und zwar namentlich bei den Insekten, Organe, die den Fühlern der Dekapoden entsprechen. Diese Fühler sind aber nur in der Einzahl auf jeder Seite vorhanden. Früher hatte man, verleitet namentlich durch die Untersuchungen Grabers, angenommen, daß es sich bei den Fühlern der Insekten um Gehörsorgane handelt. Graber (1885) schnitt Grillen den Kopf ab und fand, daß trotzdem noch in den Fühlern des abgeschnittenen Kopfes Reaktionen bei Anschlagen von Tönen eintraten und schloß darauf auf Tonperzeption. Es ist ja nicht unmöglich, daß bei seinem Versuchsobjekt etwas dergleichen, wie Tonperzeption mittels der Fühler, vorhanden ist. Es wurde festgestellt, daß bei der Grille im Schaft des Fühlers sich ein kleines Häutchen vorfindet, das eine Art Tympanalorgan darstellen dürfte. Daß die Grille auf Töne reagiert, ist ja sicher; bei anderen Insekten sind aber keine analogen Organe und dieselben erzeugen auch kein Geräusch wie die Grillen. Es sind von anderen Forschern Versuche mit Rücksicht auf den Geruchssinn gemacht worden, indem sie namentlich der „Fühlersprache“, die bei den sozialen Hymenopteren anscheinend vorhanden ist, ihre Aufmerk-

samkeit zuwandten. Diese Fühlersprache ist sehr gut verständlich, wenn man einen sogenannten Kontaktgeruch annehmen würde. Die Ameisen erkennen mit Hilfe dieser Fühlersprache ihre Nestgenossen. Derartige Versuche wurden von Lubbock (1883), Forel und anderen ausgeführt. Ähnlich verhalten sich Bienen. Wird eine fremde Königin in ein Nest gesetzt, so erweisen die Nestbewohner sich ihr gegenüber als feindlich, bis dieselbe den Nestgeruch angenommen hat.

Von verschiedenen Forschern wurden in den Fühlern der Insekten Ganglienanschwellungen beobachtet sowie Organe, die mit den Geruchsgrübchen einige Ähnlichkeit hatten; diese wurden auch als Geruchsorgane angesprochen (Bugnion, Erichson 1847, Hicks 1857, Forel 1874, Kraepelin 1883, Leydig 1855, Mayer 1878—1879. Am Ende eines Fühlers von Lasius z. B. sitzen Grübchen, die einen langen Gang besitzen, der in sogenannten flaschenförmigen Organen endigt [VII, 3]. Solche Organe finden sich in ungeheurer Menge an den Fühlerenden mancher Insekten vor. Im einzelnen ähneln diese Organe [VII, 6] den Flakons, in denen wir unsere Riechstoffe und Parfüms aufzubewahren pflegen. Der lange Gang führt in einen luftgefüllten Raum und an seinem unteren Ende findet sich der Eintritt des Geruchsnerven. Diese Organe wären sehr gut befähigt, Geruchsperzeptionen aufzunehmen und zu vermitteln. Die experimentelle Nachprüfung der älteren Angaben von Lefebvre (1838) und Perris (1850) durch Forel (1874), Hauser (1880) und Plateau (1886) hat ergeben, daß tatsächlich die Entfernung der beiden Fühler eines Insektes mit der Unfähigkeit des Tieres verknüpft ist, seine Nahrung zu wittern. Die Objekte, welche zu diesen Versuchen verwendet wurden, waren verschieden. Plateau (1886) verwendete zu seinen Versuchen Küchenschaben, die er in einem kleinen Laufkasten hatte, der mit einer Pappendeckelwand bekleidet war. In diesem Kasten befand sich ein Schachteldeckel, in welchen der Köder hineingelegt wurde, ohne daß ihn die Tiere sehen konnten. Die Küchenschaben, denen die Fühler abgeschnitten worden waren, konnten den Köder nicht finden. Dieser Versuch ist insofern mangelhaft, als man daran denken könnte, daß in den Fühlern ein Gleichgewichtsorgan vorhanden wäre, nach dessen Entfernung die Orientierung der Tiere gestört ist. Es sind aber an anderen Objekten ganz einwandfreie Versuche ausgeführt worden. So führte Barrows (1907)

Versuche an der kleinen Fliege Drosophila aus. Diese besitzt am Kopf [VII, 2] zwei Fühler mit einem Fühlhaar, das am Ende eine Gruppe der erwähnten flaschenförmigen Organe trägt. Barrows fand nun, daß die Drosophila, die fliegend ihre Nahrung aufsucht, nicht mehr imstande war, die Nahrung zu finden, wenn man die beiden Fühler beziehungsweise jenen Teil derselben entfernt hatte, der die flaschenförmigen Organe trägt. Er schloß daraus, daß diese Endorgane die eigentlichen Geruchsorgane vorstellen müssen. Forel (1910) hatte nun an einer ganzen Reihe von sozial lebenden Insekten Versuche über die Fähigkeit der Antennen Gerüche verschiedener Art zu perzipieren, angestellt. Er benützte außer der Anlockung durch Nährstoffe für seine Zwecke noch die erwähnte Fühlersprache. Ameisen verschiedener Art, welche man zusammenbringt, bekämpfen und morden sich gegenseitig. Von Tieren, denen Forel die Fühler entfernt hatte, konnten nun merkwürdigerweise eine Menge gänzlich verschiedener Arten zusammengebracht werden, ohne daß sich die Tiere ein Leid antaten. Die Versuche wurden an Arten von Campanotus [VII, 4], Formica usw. ausgeführt; die Tiere befehdeten sich niemals, sondern fütterten sich vielmehr gegenseitig. Die ihrer Fühler beraubten Tiere waren aber nicht mehr imstande, die Brut wiederzuerkennen. Normalerweise nehmen ja die Ameisen Puppen, welche man aus dem Neste hinausträgt, wieder auf; die operierten taten dies aber nicht mehr.

Forel untersuchte weiters die Ameisenart Myrmica [VII, 5]. Hier verhalten sich die Tiere, denen man die Fühler abgeschnitten hatte, vollständig anders. Während bei den früher untersuchten Arten diese sich friedlich verhielten, wurden die fühlerlosen Myrmica-Individuen sehr wild, fielen über die eigenen Nestgenossen her und zerfleischten dieselben. Worin die Ursache dieser gemütlichen Verschiedenheit zu suchen ist, wissen wir nicht. Diese Ergebnisse stützen die Ansicht, daß es sich bei der Fühlersprache um irgend einen Kontaktgeruch handeln muß. Tiere, denen man künstlich einen anderen Geruch beigebracht hat, werden von den Artgenossen nicht erkannt.

Ganz ähnliche Verhältnisse hatte Forel gefunden, wenn er Myrmica chloroformierte. Es zeigte sich, daß Chloroform die Geruchsfähigkeit dieser Tiere paralysiert und diese nun beginnen sich gegenseitig zu bekriegen.

Es darf jedoch nicht verschwiegen werden, daß in neuester

Zeit Mac Indoo*) auch bei Bienen, denen beide Fühler völlig entfernt waren, Reaktionen auf Geruchstoffe beobachtet hat und daher den Geruchssinn bei diesen Arthropoden nicht ausschließlich in den Fühlern suchen will. Es mag daher an eine ältere Arbeit von O. J. B. Wolff (1875) erinnert werden, welcher ein im engen Zusammenhang mit dem Atmungssystem stehendes „Geruchsorgan“ bei der Biene entdeckt haben wollte.

Nagel (1894) konnte nicht bei allen untersuchten Insekten Geruchsreaktionen in den Fühlern feststellen und glaubt teilweise an eine Lokalisation in den Tastern. Wenn er aber bei den Schwimmkäfern keinen Geruchssinn feststellen konnte und dies darauf zurückführt, daß im Wasser kein Riechen möglich sei, so mag eingewendet werden, daß die den Dytisciden nahe verwandten auf dem Lande lebenden Laufkäfer oder Carabidae nach seinen eigenen Versuchen ebensowenig durch Abschneiden sämtlicher Fühler und Taster in der Nahrungssuche behindert waren wie die Schwimmkäfer. Umgekehrt reagierten die Wasserkäfer oder Hydrophilidae in der Luft mit den Fühlern auf Geruchsreize, obzwar sie ausschließlich im Wasser ihre Nahrung zu suchen gewohnt sind, also nach Nagel auch nur schmecken, nicht aber riechen dürften.

Ehe wir die Arthropoden verlassen, müssen wir daher noch einige Worte über den Geschmackssinn in seiner Beziehung zum Geruchssinn verlieren.

Wie können wir unterscheiden, daß es sich in den gegebenen Fällen nicht um eine Geruchs-, sondern um eine Geschmacksperzeption handelt? Zu dieser Frage sind von Will (1885) Versuche an Wespen angestellt worden. Will gab in einen Korb etwas Honig und ließ Wespen dazufliegen. Die Wespen kamen und fraßen von dem Honig. Nachdem er so die Wespen an den Ort gewöhnt hatte, ersetzte er den Honig durch Alaun. Die Wespen kamen nun wieder und begannen von dem Alaun zu saugen. Wie sie aber mit ihren Mundwerkzeugen den Alaun berührten, saugten sie nicht weiter, sondern flogen davon und kamen nicht wieder. Dieselben Resultate erhielt er bei Zusatz von Chinin oder Salz zum Honig.

Ähnliche Versuche wurden dann von Forel (1910) gemacht. Es handelte sich ihm bei seinen Versuchen darum, zu bestimmen,

*) Mac Indoo, N. E., The Olfactory sense of the Honey Bee. Journal of Experimental Zoology, XVI, 265, **1914**.

an welchen Teilen des Kopfes sich die Geschmacksorgane vorfinden und so die Geschmacksorgane von den Geruchsorganen zu trennen. Forel experimentierte an der Papierwespe Polistes gallicus [VII, 8]. Er nahm eine Reihe von diesen Wespen und näherte ihnen eine in Honig getauchte Nadel. Die Wespen begannen mit den Fühlern in der Richtung der Nadel zu spielen [VII, 8*a*], flogen hin und begannen den Honig zu lecken. Nun entfernte Forel bei einer Reihe dieser Tiere den ganzen Vorderkopf oder besser gesagt, jene Partie des Kopfes, an der sich die Mundwerkzeuge befanden, so daß also der ganze der Nahrungsaufnahme dienende Apparat entfernt war. Bei Annäherung von Honig begannen die Wespen sofort die Fühler zu bewegen und versuchten den Honig aufzulecken, wenngleich natürlich auch ohne Erfolg [VII, 8*b*]. Es sind also Zunge und Mundwerkzeuge zur Wahrnehmung der Nahrung nicht notwendig, sondern dazu dienen einzig und allein die Fühler. Schnitt nun Forel den Tieren die Fühler ab, so konnten die Wespen die Nahrung nicht finden [VII, 8*c*]. Dadurch kommt Forel zu dem Schluß, daß man sehr gut bei diesen Tieren Geruchs- und Geschmacksorgane voneinander trennen kann. Als solche Geschmacksorgane kommen entweder die Tasthaare an den Mundwerkzeugen in Betracht (was aber nicht sehr wahrscheinlich ist) oder aber viel kleinere Organe, die sich auf der Zunge im Innern des Mundes befinden.

Die Witterung der Nahrung ist nur eines der Mittel, die man zum Geruchsnachweis bei Arthropoden verwenden kann. Ein zweites Mittel ist die Anziehung der Männchen durch die reifen Weibchen. Forel (1910) ließ weibliche Nachtpfauenaugen in seinem Zimmer ausschlüpfen und es zeigte sich nun, daß Schwärme von männlichen Nachtpfauenaugen an das geschlossene Fenster zugeflogen kamen*). Fabre (*I. R.*) beobachtete, daß gerade die Männchen der sonst seltenen Spezies, wie Saturnia pyri und Lasiocampa querci in großer Zahl durch ein einziges Weibchen angelockt wurden und auch frühere Aufenthaltsorte des Weibchens absuchten, während nahe verwandte, aber häufigen Arten angehörige Weibchen keinen derartigen Zuzug erhielten.

Abschnitt der Fühler verhinderte die Männchen an der Auffindung des Weibchens. Beim Seidenspinner konnten der Fühler beraubte Männchen selbst auf geringe Entfernung hin die

*) Analog: K. Uffeln, Witterungsvermögen der Hirschkäfer; Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie, X, 72, 1914.

Weibchen nicht mehr zu erkennen, obwohl die Kopulation selbst ohne Fühler ausgeführt werden kann (Bombyx mori — Balbiani 1866).

Bei den Fischen ist das Vorhandensein eines Geruchssinnes geleugnet worden, indem man sagte, daß es im Wasser keinen Geruchssinn geben kann. Jedenfalls hat es sich aber gezeigt, daß die Witterung auf Entfernung bei den Fischen sehr ausgeprägt ist. Es wurden von Sheldon (1911) Versuche an Selachiern, und zwar an Hundshaien angestellt, denen man die Nasenlöcher mit Wattebäuschchen verstopft hatte. Derartige Fische vermochten die Nahrung nicht mehr zu wittern. Ähnliche Versuche stellte Parker (1910) an Amiurus nebulosus an, der sich durch lange Bartfäden auszeichnet [VII, 9]. Es zeigte sich, daß das Tier die Nahrung zu wittern vermag [VII, 9*a*], auch wenn die Bartfäden abgeschnitten wurden [VII, 9*b*]. Hingegen war keine Geruchsperzeption nach Durchtrennung der Olfactorii möglich [VII, 9*c*]. Weitere Versuche führte Parker (1911) an Fundulus aus, dem er die Nasenlöcher zunähte. Das Tier konnte in diesem Fall keinen Köder riechen. Nach Entfernung der Nähte war es aber hiezu wieder voll befähigt. Der Geruchssinn einer andern Fischart, Spheroides maculatus, wurde von Copeland (1912) mit ähnlichem Erfolge untersucht (vgl. auch Parker und Sheldon 1913).

Reaktionen auf besondere, für das Leben der Tiere bedeutungsvolle chemische Stoffe finden sich, vielleicht von den primitivsten Typen der Protozoen und Coelenteraten abgesehen, in allen Tiergruppen, und zwar sowohl auf gasförmige (Geruch) als auch auf flüssige oder gelöste feste Stoffe (Geschmack), wobei meistens auch bei Wassertieren für den Fernsinn und den Nahsinn getrennte Aufnahmsorgane vorhanden sind.

VIII/1. Kapitel.

Innere Sekretion: a) Nichtgeschlechtliche Drüsen.

Schilddrüse u. ä.

Wenn wir die Verdauungstätigkeit bei den Infusorien betrachten, so finden wir daselbst folgende Verhältnisse: Irgend ein Infusor nimmt eine Nahrungspartikel auf; diese gelangt in das Innere des Tieres und wird dort von einer Vakuole umgeben. Untersuchen wir mittels Lackmus die Reaktion der in der Vakuole enthaltenen Flüssigkeit, so zeigt sich, daß sich die Vakuole zunächst rot färbt, also sauer reagiert; schon nach kurzer Zeit aber geht diese Rotfärbung in eine Blaufärbung über, die Reaktion wird alkalisch. Dieses normale Verhältnis findet sich auch bei den höheren Tieren wieder. Auch hier erfolgt zunächst eine sauere Verarbeitung der Nahrung, die im Magen vor sich geht und dann in den übrigen Darmabschnitten in eine alkalische umschlägt. Zunächst wird also die eingebrachte Nahrung einer sauren Zersetzung unterworfen, wobei auch eine Abtötung etwaiger Bakterienkeime u. dgl. erfolgt. Später aber erfolgt teilweise unter Mitwirkung von Fermenten eine alkalische Aufspaltung von Nährstoffen. In der Verdauungstätigkeit dieser Vakuolen sehen wir eine Funktion vor uns, die wir als Sekretion, und zwar nicht als innere, sondern als äußere Sekretion betrachten müssen; der Leib des Infusors hat diese Vakuole, die zwar kein beständiges Organ zu sein braucht, aber doch eine Höhlung im Leibe darstellt, mit einem Sekrete versehen. Auch bei den höheren Tieren haben die meisten von den zur Verdauung dienenden Drüsen Ausführungsgänge, in welche sich die betreffenden Sekrete ergießen, um dann in den freien Hohlraum des entsprechenden Teiles des Verdauungstraktes die Verdauungsfunktion auszuüben.

Nun betrachten wir das Infusor weiter. Dieses besitzt außer dem Zelleib einen oder mehrere Zellkerne. R. Hertwig (1908) und seine Schüler haben gezeigt, daß das Verhältnis zwischen Zellkern und Zelleib kein beliebiges ist, sondern daß einem Zellkern von bestimmter Größe ein Zelleib korrelierter Größe entspricht. Diese sogenannte Kern-Plasma-Relation ist Veränderlichkeiten unterworfen, die aber immer wieder zu den ursprünglichen Verhältnissen führen (vgl. Conklin 1911, Plenk 1911).

Im Verlaufe des auf die Nahrungsassimilation erfolgenden Wachstums findet eine Veränderung in den gegenseitigen Größenverhältnissen des Kernes und Plasmas derart statt, daß zunächst (wenn wir von einem Stadium kurz nach der Zellteilung ausgehen) die Größe des Kernes im Verhältnis zum Plasma sinkt, daß sie aber dann wieder bis zur nächsten Kernteilung relativ zunimmt und vor der Teilung das Maximum erreicht. Wir sehen also, daß zwischen Zellkern und Zelleib stoffliche Beziehungen bestehen müssen, und zwar derart, daß zunächst aus dem Zellleib weniger Stoffe in den Zellkern übergehen; kurz vor der Teilung aber entnimmt der Kern dem Zelleib Stoffe, um sie nach der nächsten Teilung wieder abzugeben. Diese Art des Stoffbezuges ist aber nicht an irgendwelche Hohlräume geknüpft, sondern es handelt sich hier vielmehr um eine sogenannte innere Sekretion, d. h. um Stoffwanderungen, die innerhalb des Zellleibes oder Zellkernes im Plasma selbst stattfinden.

Wir haben also hier die einfachsten Verhältnisse der sogenannten inneren Sekretion vor uns, welche wir später bei den höheren Tieren als ein Mittel kennen lernen werden, welches die Formbildung und andere Funktionen beeinflußt. Verweilen wir vorläufig noch bei der Kern-Plasmarelation, so haben die Untersuchungen von Erdmann und Markus an Seeigeln und ferner von Boveri, Hertwig und Popoff (vgl. Hertwig 1908) gezeigt, daß die Kern-Plasmarelation durch äußere Faktoren verändert werden kann. Bei niederen Temperaturen erweisen sich die Zellen vergrößert, und zwar sind die Zellkerne relativ noch mehr vergrößert. Wir haben also hier ein Mittel in der Hand, durch welches wir künstlich dieses Verhältnis verändern können. Gerade dieses Mittel beweist uns, daß unter gleichen Bedingungen zu einem Kern von bestimmter Größe auch ein Zelleib von bestimmter Größe gehört.

Gehen wir von diesen einfachsten Beispielen der inneren Sekretion über zum entwickelten Metazoenkörper, so müssen wir uns, da Untersuchungen an niederen Tieren noch ausständig sind, den Wirbeltieren zuwenden. Schon seit langer Zeit hat man sich nach der Funktionsart einer Reihe von Drüsen des menschlichen und tierischen Körpers gefragt, bei denen keine besonderen Ausführungsgänge wahrnehmbar waren und bei welchen sich von vornherein keine bestimmte Funktion erkennen ließ. Es sind dies Drüsen, die bei den Wirbeltieren namentlich in der Gegend des

Darmtraktes liegen, die sich aber in sehr verschiedener Anzahl und Ausbildung bei den verschiedenen Gruppen der Wirbeltiere vorfinden und deren Homologisierung nicht einmal überall feststeht, die aber alle einen ähnlichen Bau aufweisen, welcher auf eine ähnliche Wirkungsart schließen ließ.

Da kommen vor allem Organe in Betracht, die in der Halsgegend liegen, und zwar bilden sich dieselben in der Embryonalentwicklung aus den bei allen Wirbeltierembryonen vorkommenden Schlundkiemenbögen.

In der Gegend der zweiten bis fünften Schlundtasche findet sich diesen eine Reihe von Organen angelagert, die später eine mehr oder minder weitgehende Rückbildung erfahren, z. B. die Thymusdrüse, welche sich am zweiten, dritten und vierten Schlundbogen in ventraler Richtung ausbildet. Sie besteht aus der sogenannten großen und kleinen Thymus; beide erfahren im späteren Verlaufe des Wachstums eine Rückbildung. Ferner findet sich eine mediane im zweiten Schlundbogen ausgebildete Drüse vor, die Thyreoidea oder Schilddrüse [VIII, 3], die zuerst unpaar, später paarig wird. Dann haben wir eine Reihe von Drüsen, die als Epithelkörperchen oder Parathyreoidea bezeichnet werden und sich am dritten dorsalen Schlundbogen, dann am vierten und in manchen Fällen auch am fünften vorfinden. Diese Verhältnisse sind nicht überall dieselben.

Es sind nun an verschiedenen Tieren, namentlich an Säugetieren, Exstirpationsversuche vorgenommen worden, die über die Notwendigkeit dieser Drüsen, ihre Bedeutung für die Lebensfähigkeit und für das Wachstum Aufschluß geben sollten. Es zeigte sich, daß die Exstirpation der Thymusdrüse, die von den Tieren in der Regel schlecht vertragen wird, keine gleichförmigen Resultate lieferte. Von Weimersch (1908) wird angegeben, daß nach Eingabe von die Thymus schädigenden Stoffen es zu einem exzessiven Wachstum gekommen wäre. Umgekehrt beschreibt Basch (1906), daß nach Exstirpation der Thymus die Tiere im Wachstum zurückblieben. Nordmann (1910) findet überhaupt keine Veränderungen, während andere Autoren behaupten, daß nach vollständiger Thymusexstirpation die Entwicklung der Keimdrüsen unterbleibt. Hoskins (1909) findet, daß die Thymusdrüse in einer Wechselbeziehung zur Schilddrüse steht, in der Art, daß die Verfütterung von Schilddrüse eine Vergrößerung der Thymus bei den Nachkommen bewirkt.

Gehen wir nun von Betrachtung der Thymusdrüse zur Besprechung der Epithelkörperchen (Parathyreoidea) über. Über diesen Gegenstand liegen eine ganze Reihe von Beobachtungen und Exstirpationsversuchen vor. Die Exstirpation führt zu einer Tetanie, zu Anfällen von krampfartigen Zuständen, die in eine Kachexie übergehen. Es wurden Versuche von Iselin (*Tetanie* 1908) an trächtigen Tieren ausgeführt und es zeigte sich, daß nach Entfernung der Epithelkörperchen die Erscheinungen der Tetanie auch an den Jungen auftraten. Das Wachstum der Ratten war nach Parathyreoidektomie gehemmt (Iselin *Ratten* 1908).

Wir kommen nun zur Besprechung eines weitaus interessanteren Organs, nämlich zur Schilddrüse selbst. Die Schilddrüse ist bei vielen Tieren exstirpiert worden. Die Exstirpationsversuche von Eiselsberg (1895) beziehen sich auf Ziegen. Eiselsberg verwendete immer Ziegen vom gleichen Wurf, von welchem ein Tier als normale Kontrolle verwendet wurde, während den anderen die Thyreoidea exstirpiert wurde. Auf unserer Tafel findet sich eine viermonatliche Ziege [VIII, 4*b*] abgebildet und danebenstehend die Schwester dieses Tieres, die im Alter von drei Wochen ihrer Schilddrüse beraubt worden war [VIII, 4*a*]. Man bemerkt die außerordentliche Kürze der Extremitäten, die breite kurzschnauzige Form des Kopfes, den blöden Ausdruck des ganzen Tieres, die starke Entwicklung des Felles, welche auf dem mangelhaften Haarwechsel beruht. Ganz ähnliche Versuche wurden an anderen Tieren von Biedl (1913), so namentlich an Hunden ausgeführt. Bei diesen ist besonders deutlich der Unterschied in der Intelligenz der no malen und der operierten Tiere zu beobachten [VIII, 2*a*, *b*]. Die übrigen Folgeerscheinungen der Schilddrüsenexstirpation sind aber gerade bei Hunden nicht sehr deutlich ausgeprägt. Jedoch läßt sich auch hier, abgesehen von dem Unterschied in der Intelligenz, die verschiedene Ausbildung der Schnauze und der allgemeinen Größe beobachten. Im Gegensatz zur Ziege, wo die operierten Tiere ein dichteres Fell aufwiesen, kommt es hier zu einem Haarausfall. Ähnliche Versuche wurden von Moussu (1887, 1892) auch an Schweinen ausgeführt. (Angaben von Lanz 1904 über die Vererbung von künstlichen Schilddrüsendefekten konnten nicht bestätigt werden, vgl. Biedl 1913.)

Die wichtigsten Versuche hat aber die Natur selbst am Menschen angestellt. Der Kretinismus, dessen Charakteristik

vollkommen mit den Erscheinungen der Schilddrüsenexstirpation zu identifizieren ist, ist durch Hemmung des Wachstums und der psychischen Fähigkeiten, Verkürzung der Extremitäten, zunehmenden Fettansatz ausgezeichnet und hat seine Ursache in einer fehlerhaften Ausbildung der Schilddrüse. Diese fehlerhafte Art der Ausbildung der Schilddrüse kann in zweierlei Art auftreten. Entweder zufolge Mangel des Schilddrüsengewebes (Kretins ohne Kropf) oder zufolge einer Entartung des Schilddrüsengewebes bei gleichzeitiger starker Entwicklung des Strumas: Kretins mit Kropf.

Die Schilddrüse kann auch künstlich zur Wucherung im Sinne eines Kropfes veranlaßt werden, wenn man nämlich Wasser aus den Gegenden, in welchen der Kropf endemisch auftritt, einflößt. Man hat diesbezüglich Versuche an Ratten ausgeführt, welche übereinstimmend ergaben, daß solche Ratten, denen man Wasser aus den sogenannten Kropfbrunnen zum Trinken gegeben hatte, Kröpfe entwickelten (Bircher 1910, 1911, Répin 1911, Wilms 1910). Ebensolche Kröpfe konnten auch durch Injektion von Körperflüssigkeiten der an Kropf erkrankten Menschen an Ratten hervorgerufen werden (Mac Carrison 1911). Die künstliche Hervorrufung von Kröpfen durch Kropfwasser und die Möglichkeit durch Entfernung der Schilddrüse den Kretinismus künstlich hervorzurufen, haben zu dem Gedanken geführt, daß es umgekehrt möglich sein müßte, den Ausfall der Schilddrüsenfunktion durch Zufuhr von Schilddrüsenprodukten zu kompensieren. Das schönste Experiment in dieser Hinsicht ist am Menschen selbst ausgeführt worden, bei welchem es gelungen ist, durch Verfütterung von Schilddrüsensubstanz den kretinartigen Habitus zum völligen Rückgang zu bringen, so daß die kretinartigen Individuen in jeder Hinsicht zu normalen Menschen wurden, die natürlich die Einnahme von Schilddrüsensubstanz fortsetzen mußten, um nicht in den alten Zustand zu verfallen.

Solche Versuche wurden von v. Wagner sowie einigen französischen Autoren (Léopold-Lévi 1908, 1911) gemacht, und diese Versuche haben ergeben, daß es nicht nur bei ganz kleinen Kindern, sondern auch bei 15jährigen Individuen möglich ist, die kretinischen Erscheinungen zum Rückgang zu bringen. Unsere zwei Abbildungen nach den in Biedls „Innerer Sekretion“ (auf welche bezüglich ausführlicher Darstellung und Literatur dieses Kapitels verwiesen sei) abgedruckten Photographien von

Léopold-Lévi sollen zur Veranschaulichung des Gesagten dienen [VIII, 5].

Wir wollen uns nun fragen, in welcher Weise die Drüsen mit innerer Sekretion wirken. Ziemlich sicher ist es, daß es sich dabei um die Wirkung chemischer Stoffe handeln muß. Die einen Forscher nehmen an, daß es sich um die direkte Wirkung chemischer Stoffe auf Organe handle, andere nehmen eine intermediäre Beanspruchung des Nervensystems an, indem diese Stoffe zuerst auf das Nervensystem einen Einfluß ausüben, und es erst durch dessen Vermittlung zu den eigentlichen Wirkungen kommen soll. Mir scheint die Erklärung einer Vermittlung des Nervensystems unplausibel; keinesfalls liegt die Notwendigkeit vor, einen solchen Einfluß der Nerven anzunehmen.

Ich will diesbezüglich einige an Tritonen ausgeführte Versuche mitteilen. Die Tritonen besitzen eine Schilddrüse [VIII, 1*c*]. F. K. Walter (1910) ließ nun Tritonen mit und ohne Schilddrüse regenerieren. Die Regeneration erfolgte bei den Tieren, denen die Schilddrüse entfernt worden war, nur mangelhaft [VIII, 1*a*], während bei den normalen Tieren die Regeneration in gewöhnlicher Weise verlief [VIII, 1*b*]. Daraus läßt sich schließen, daß das Wachstum von der Schilddrüse beeinflußt wird und daß die Entfernung der Schilddrüse das Wachstum hindert. Walter selbst faßt dies etwas anders auf. Wolff (Lit. Exper.-Zool. 2. Bd.) glaubt gezeigt zu haben, daß die Durchschneidung sämtlicher Nerven, die zu einem Organe führen, eine Regeneration der peripheren Teile unmöglich macht. Walter meint nun, die Entfernung der Schilddrüse hemme die trophische Funktion der Nerven und darum falle die Bildung des Regenerates aus. Hier braucht aber nur an das öfters zitierte Beispiel der Transplantation von Gliedmaßen hingewiesen zu werden, welche auch ohne die zuständige Nervenverbindung regenerieren. Infolgedessen ist wohl diese Erklärung des Wachstums überflüssig. Walter zeigt auch, daß die Regeneration der Nervenfasern nach Exstirpation der Schilddrüse gehemmt ist. Aber in Walters früherer Arbeit (1909) findet sich die Widerlegung der Idee, daß der Wegfall der Nervenfunktion die primäre Ursache für den Regenerationsausfall an den Nerven selbst sein könnte, indem Walter angibt, daß die psychischen Eigenschaften, also das Nervensystem nach Schilddrüsenexstirpation vom Kaninchen am spätesten verändert werden.

Es ist aber an einem anderen Organsystem, nämlich bei den Drüsen des Darmes, die teilweise eine äußere, teilweise eine innere Sekretion ausüben, direkt nachgewiesen worden, daß tatsächlich nach Ausschaltung aller zum zentralen Nervensystem führenden Bahnen die betreffenden Funktionen vollständig gewahrt bleiben. Diese Versuche wurden an den Drüsen der oberen Darmschleimhaut und dem Pankreas angestellt. Aus der Darmschleimhaut der betreffenden Partien läßt sich ein Produkt isolieren, das Sekretin genannt wird. Dieses hat die Eigenschaft, nach Injektion die Pankreasdrüse zur Sekretion anzuregen. Dies erfolgt auch nach Durchschneidung sämtlicher nervöser Verbindungen. Es handelt sich also hier tatsächlich um eine innere Sekretion mit direkter Wirkung auf die Drüsenzellen des Pankreas (Bayliss und Starling 1902, 1903, 1906).

Von den anderen Drüsen mit innerer Sekretion sind hier noch die Nebennieren zu erwähnen. Werden die Nebennieren vollständig bei einem Tiere entfernt, so geht dies unfehlbar zugrunde. Einseitige Exstirpation, ja selbst Zurücklassung nur unbedeutender Gewebsreste schaden der Lebensfähigkeit des Tieres nicht; in solchen Fällen findet eine Vergrößerung der zurückgebliebenen Nebennierenreste statt, es zeigt sich also deutlich der früher erwähnte kompensatorische Einfluß (Stilling 1887, 1888, 1889, 1890; Velich 1897; Wiesel 1899).

Im folgenden haben wir uns noch mit den Drüsen innerer Sekretion zu beschäftigen, die mit den Geschlechtsfunktionen in Zusammenhang stehen.

VIII/2. Kapitel.

Innere Sekretion: b) Geschlechtsdrüsen (Sexualität).

Sekundäre Geschlechtscharaktere.

Zu den Drüsen, denen eine innere Sekretion zugeschrieben werden muß, gehören auch die Geschlechtsdrüsen, die Ovarien und die Testikeln. Diesen Drüsen fällt die Aufgabe zu, die Geschlechtsprodukte zu erzeugen und durch Ausführungsgänge

nach außen zu befördern. Diese Funktion soll uns aber im folgenden nicht beschäftigen, sondern wir wollen uns mit ihren weiteren Funktionen beschäftigen, die als innersekretorische Funktionen anzusehen sind, wo es sich also um Exkretionen handelt, die sich in den Geweben der Tiere verbreiten. Um diese Funktionen zu untersuchen, ist es zunächst am besten, die Keimdrüsen der Versuchstiere zu exstirpieren.

Beginnen wir zunächst mit den niederen Wirbeltieren, so unterscheidet man bei Triton cristatus var. carnifex die Geschlechter durch verschiedene Merkmale. Das Weibchen [IX, 1 ♀] dieses Tieres besitzt in der Mitte längs des Rückens eine gelbe Linie, die dem Männchen [IX, 1 ♂] fehlt, während das Männchen sich während der Brunftperiode durch einen zackig erhobenen, längs der dorsalen Mittellinie verlaufenden Kamm, sowie durch ein blauweißes Band zu Seiten des Schwanzes auszeichnet. Versuche von Bresca (1910) haben gezeigt, daß die weiblichen Charaktere nach Kastration unverändert bleiben, während die periodisch auftretenden männlichen Sexualcharaktere dauernd verschwinden. Bresca hat ferner Hautstücke von dem einen Geschlecht auf das andere transplantiert, um zu sehen, ob die Geschlechtsdrüsen, die wenigstens im männlichen Geschlechte einen Einfluß auf die sekundären Geschlechtsorgane haben, auch die transplantierten Gewebsstücke zu beeinflussen vermögen. Zu diesem Zwecke transplantierte er auf ein Männchen, das einen hohen erhobenen Kamm besaß, an Stelle eines Teiles dieses Kammes, der samt anliegenden Hautteilen entfernt worden war, ein Stück der dorsalen Rückenhaut des Weibchens mit dem erwähnten gelben Streifen. Er fand nun, daß im Verlauf des weiteren Wachstums dieses Stück, welches durch den gelben Streifen deutlich als Weibchen charakterisiert war, allmählich sich erhob und aus demselben ein Kamm hervorwuchs [IX, 1*b*]. Umgekehrt fand er, daß, wenn man von einem Männchen den zu beiden Seiten des Schwanzes befindlichen blauweißen Streifen herausnahm und auf den Schwanz eines Weibchens transplantierte, hier die weibliche Schwarzfärbung auch auf das transplantierte männliche Schwanzstück übergriff und der weibliche Charakter auch an diesem zum Vorschein kam [IX, 1*a*].

Weitere Versuche betreffen die schwanzlosen Amphibien. Hier sind von Gerhartz (1905) Untersuchungen bei einseitiger Kastration ausgeführt worden. Er fand, daß die Ausbildung von

Brunftschwielen bei männlichen Fröschen zur Laichzeit nach einseitiger Kastration nicht beeinflußt wird. Nußbaum (1905, 1909) hingegen sah die Brunftschwielen bei doppelseitiger Kastration zum Schwund kommen und auch in der nächsten Brunftperiode nicht mehr auftreten. Nußbaum (1907) erweiterte die Versuche, indem er bei einem normalen Frosch die Nerven durchschnitt, die zum Vorderbein führten und er fand, daß auch in diesem Fall keine Ausbildung der Brunftschwielen erfolgte und schloß daraus, daß der Einfluß der Keimdrüsen abhängig ist vom Nervensystem. Wahrscheinlich sind die Verhältnisse aber anders.

Harms (1909) wiederholte die Versuche Nußbaums, wobei er kastrierten Fröschen die Hoden wieder implantierte; es zeigt sich, daß in einem solchen Falle die Brunftschwielen wieder auftraten. Bei Übertragung von Daumenballen der Kastraten auf nichtkastrierte Männchen der Rana fusca traten daran Brunftschwielen auf (Harms 1912).

Meisenheimer (1911 *Frosch*) fand, daß auch die Ovarialsubstanzen ähnlich wie die Hodensubstanzen imstande sind, Schwielenbildung zu veranlassen. Meisenheimers (1912 *Frösche*) Abbildungen sind sehr instruktiv und sie seien darum wiedergegeben [IX, 2 *a—c*].

Im Gegensatz zu den Versuchen der erwähnten Autoren konnte Steinach (1894) bei kastrierten Fröschen das Auftreten des charakteristischen Umklammerungsreflexes und die Ausbildung der Brunftschwielen nachweisen, Steinach (1910 *II*) fand auch, daß der Umklammerungsreflex normalerweise unter einem Hemmungstonus steht. Trägt man das Gehirn ab, so erfolgt der Umklammerungsreflex bei Fröschen auch außerhalb der Brunftzeit. Während der Brunftzeit scheint eben eine von den Keimdrüsen produzierte Substanz in das Zentralnervensystem zu gelangen und den erwähnten Tonus aufzuheben. Die abweichenden Ergebnisse zwischen Steinachs Befunden und jenen der anderen Autoren dürften durch verschiedenes Alter der Tiere bei der Operation, verschiedene Jahreszeit, Verschiedenheit der untersuchten Art usw. bedingt sein (Smith 1912, 1913).

Bei den Vögeln wurden von Poll (1909) Versuche an der Stock- und Pfeifente ausgeführt. Das Männchen zeichnet sich vor dem Weibchen durch ein prächtiges Gefieder aus. Poll kastrierte Männchen und fand, daß die kastrierten Männchen in keiner Weise von den normalen Männchen abwichen. Goodale

(1910) führte bei weiblichen Enten [IX, 3♀] die Kastration aus und fand, daß diese Kastraten [IX, 3*a*] das Federkleid des Männchens [IX, 3] anlegten. In diesem Falle zeigt sich also merkwürdigerweise, daß sich das kastrierte Männchen nicht dem weiblichen Typus annähert, während das kastrierte Weibchen wohl dem Männchen ähnlich wird. Kastrierte Männchen blieben im Brunftkleide auch im Sommer, indem die normale Sommermauser [IX, 3♂] unterblieb. Ganz ähnliche Widersprüche finden sich bei den Hühnern. Berthold (1849) gibt an, daß Kapaune nicht kämpfen, hingegen wurde das Kämpfen von jugendlich kastrierten Hähnen von Sellheim (1898) beobachtet. Foges (1898) gibt an, daß kastrierte Hähne zwar Kamm und Lappen verlieren, wohl aber die Sporen beibehalten. Versuche mit Wiedertransplantation der Hoden in die kastrierten Hähne ergaben, daß die männlichen Charaktere dadurch wieder hergestellt werden, doch war die Wiederkehr keine vollständige (Foges 1902). Nach den alten Angaben Hunters (1780) würden kastrierte Hähne mit implantierten Hoden ganz das männliche Gefieder und die anderen sekundären Charaktere ihres Geschlechtes behalten; Testisextrakt bleibt in Hennen injiziert wirkungslos (Smith 1911 *Nr. 5*).

Verfütterung von Ovarialsubstanz an junge Hühner bewirkte, daß dieselben frühzeitig ihr Wachstum einstellen, Verfütterung von Ovarialsubstanz bringt den Stoffwechsel von Kastraten wieder auf das ursprüngliche Maß (Loewy 1899). Verfütterung von Hodensubstanz an Kapaunen ließ Kamm und Bartlappen sich entwickeln (Loewy 1903).

Ferner wurden Versuche angestellt, in welchen bei Geflügel die Ausführgänge des Geschlechtsapparates verschlossen wurden (sogenannte „Stenosierung“). Es erfolgte ungestörte Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere (Shattock und Seligmann 1904), ein Beweis, daß die äußere Sekretion für deren Ausbildung keine Rolle spielen kann.

Walker (1908) behandelte kastrierte Hähne mit Testikelextrakt, wobei sich zeigte, daß Kamm und Lappen größer wurden; Smith (1910, *3—4*; 1911) konnte keinen derartigen Einfluß auf kastrierte Hennen konstatieren.

Goodale fand (1913) seine Befunde an kastrierten Enten durch Kastrationen an Hennen bestätigt; das teilweise Versagen der Versuche konnte durch nachherige Sektion als Folge regenerierender Ovarialreste erwiesen werden und es gelang sogar in

einem Falle durch Entfernung der Reste eine vollständige Annahme des männlichen Gefieders einschließlich der sichelförmigen Schwanzfedern doch noch zu erzwingen.

Übergehend zu den Säugetieren möchte ich die Fälle behandeln, die auf Kastration beruhen und zunächst jene ausschalten, die sich auf die heterologe Transplantation der Geschlechtsdrüsen beziehen und in einem eigenen Abschnitt behandelt werden (Kapitel VIII/3).

Stotsenburg (1913) arbeitete an Ratten und fand, daß nach Exstirpation der Ovarien das Wachstum beschleunigt und das Fett vermehrt wurde. Bei Ratten, die nur halbseitig kastriert worden waren, hypertrophierte das Ovarium der Gegenseite und unterblieb der erwähnte Einfluß der Kastration. Hatai (1913) fand ebenfalls bei den kastrierten Weibchen Wachstums- und Fettzunahme und fand, daß die Hypophyse bei den kastrierten Männchen zunahm, nicht aber bei den kastrierten Weibchen. Umgekehrt nahm das Wachstum und der Fettansatz bei den Weibchen, nicht aber bei den Männchen zu. Es scheint also das Verhältnis zu bestehen, daß die Hypophyse Wachstumsstörungen ausgleicht. Berger (1901), ebenso Bouin und Ancel (1906) fanden bei männlichen und weiblichen Kastraten von Meerschweinchen Vermehrung des Fettansatzes und Fischera (1905) beobachtete Vergrößerung der Hypophyse. Durch Injektion von Hodensubstanz konnte diese zum Schwund gebracht werden (Fischera 1906). Es scheint somit, daß diese Vergrößerung durch Anwesenheit der männlichen Keimdrüse normalerweise unterbleibt. Die Verhältnisse sind demnach kompliziert, so daß sie leicht zu anscheinend widerspruchsvollen Resultaten führen können. Verlängerung der Knochen nach Kastration beschrieb Poncet (1877), Hemmung der Knochenentwicklung durch Injektion von Hodensaft Dor, Maisonneuve und Meurids (1905), ferner Monziols (in Parhon und Goldstein 1909; Literatur über Veränderungen bei kastrierten Tieren in Stotsenburg 1909).

Gellin beobachtete (1910), daß die Thymusdrüse bei Kastraten länger bestehen bleibt als bei normalen Tieren. Bouin und Ancel (1904) stellten Versuche über die Stenosierung der Geschlechtsausführungsgänge bei Kaninchen und Meerschweinchen an und zeigten, daß die Spermatogenese zurückgeht, woraus sie schlossen, daß an der inneren Sekretion nicht die Keimzellen

(Spermatozoen) selbst, sondern die interstitiellen Zellen der Hoden beteiligt sind. Nach Ausschneiden der Tubuli seminiferi trat der Kastratentypus unvollständiger auf als nach Totalexstirpation der Hoden (Delbet 1901).

Das Gegenstück zu Bouin und Ancels Versuchen am Männchen beobachtete Limon (1904) an den Weibchen. Trotz der Nichtentwicklung des ovogenen Gewebes nach Stenosierung hielten die normalen weiblichen Charaktere unverändert an. Der Einfluß der Keimdrüsen besteht solange fort, als die interstitiellen Zellen des Ovars erhalten geblieben sind. Cramer und Marshall (Marshall 1910) fanden, daß der Stoffwechsel bei kastrierten Weibchen des Meerschweinchens unverändert bleibt. Dasselbe hatten Lüthje (1902), Neumann und Vas (1902) für Hunde beobachtet. Umgekehrt hatten Loewy und Richter (1899) starke Reduktion des respiratorischen Stoffwechsels bei derselben Tierart beschrieben, was aber möglicherweise eine Folge der Operation hätte sein können, doch gibt auch Paechtner (1906) eine Reduktion des Stoffwechsels kastrierter Hunde an.

Eine merkwürdige Korrelation zwischen Kastration und Kleinhirn ist schon von Gall (1818) beschrieben worden; Gall fand, daß Kaninchenmännchen bei einseitiger Kastration eine Verkleinerung der gegenseitigen Kleinhirnhemisphäre aufwiesen, bei doppelseitiger Kastration beobachtete Vilmont (1835) beim kastrierten Pferde (Wallach) eine beiderseitige Verkleinerung der Kleinhirnhälften. Versuche an Huftieren haben auch sonst besonders instruktive Resultate ergeben. Franz (1909) kastrierte männliche und weibliche Schafe und untersuchte deren Becken. Er fand, daß das Becken bei männlichen Kastraten jenem der weiblichen Kastrate ähnlich ist, daß es aber in beiden Fällen von dem der Geschlechtstiere abweicht. Hoffmann (1892) kastrierte Widder und Ziegenböcke und fand, daß diese Kastrate nur ein kleines Gehörn erzeugten. Erfolgte die Kastration vor Anlage der Stirnzapfen, so unterblieb die Ausbildung des Gehörnes vollständig. Marshall (1912) fand, daß bei Schafarten, die nur im männlichen Geschlechte Hörner besitzen, nach Kastration gleichfalls keine Hörner auftraten. Diese Kastraten gleichen auf den ersten Blick weiblichen Tieren. Es ist aber weniger ein Ähnlichwerden mit den Weibchen, als eine Annäherung an einen mittleren Typus infolge des Entfalls der Hoden eingetreten.

Es müssen nun die Untersuchungen Tandlers, die sich auf Geweih- und Horntiere erstreckten, besprochen werden. In bezug auf die Horntiere untersuchten Tandler und Keller (1911) das sogenannte Muhrbodener Rind. Der Stier [IX, 4♂] dieser Rasse besitzt eine außerordentlich gedrungene Gestalt, ein schön geschwungenes Rückgrat, kurzes Haar, dicke Hörner und eine starke Verdickung des Halses. Die Kuh [IX, 4♀] besitzt ein ebensolch schön geschwungenes Rückgrat wie der Stier, dünnere Hörner und einen schmäleren Hals. Der männliche Kastrat (Ochs) [IX, 4*b*] besitzt Hörner, die länger sind als die der Kuh; er geht in der Annahme dieses weiblichen Charakters über das Weibchen hinaus; er besitzt kein konkaves, sondern ein konvex geschwungenes Rückgrat, ihm fehlt der breite Hals des Stieres. In seinen geistigen Eigenschaften steht er tief unter dem Stier sowohl wie der Kuh. Die Untersuchung der weiblichen Kastrate, der sogenannten „Schnitzkalbinnen“ [IX, 4*a*], zeigt nun, daß sie genau dieselben Charaktere aufweisen wie der Ochs. Tandler sagt nun: Die Kastration bewirkt keine Annäherung des einen Geschlechtes an das andere; sie beseitigt nur die sekundären Geschlechtscharaktere des einen sowohl wie des andern Geschlechtes; man erhält gewissermaßen asexuelle Individuen. Er betrachtet diese Form als eine Rückkehr zur Stammform. Bei vielen wilden Rindern sind derartige sekundäre Sexualunterschiede, wie sie unser Hausrind aufweist, überhaupt kaum vorhanden.

Tandler und Grosz (1908) haben die Unterschiede auf geweihtragende Tiere ausgedehnt sowie auch menschliche Kastrate in das Bereich ihrer Untersuchung gezogen. Bei den geweihtragenden Tieren wurden auch Versuche angestellt. Wir hatten schon früher die Ausbildung von Perückengeweihen beim Reh besprochen. Fowler (1894) hat mangelhafte Geweihe beim Dammhirsch künstlich durch Kastration hervorgerufen. Caton (1881) hat bei nordamerikanischen Hirschen gefunden, daß frühe Kastration die Geweihbildung überhaupt hintanhält, während später ausgeführte zur Ausbildung eines Perückengeweihes führt. Von Holdich (1905) wurden nach Kastration von Hirschen Unregelmäßigkeiten in der Geweihbildung beobachtet. Versuche von Pocock (1905) am Gabelbock ergaben, daß diese einzige unter den Hohlhörnern normalerweise mit Hornwechsel versehene Art nach Kastration die Hörner nicht mehr abwirft, und daß diese Verkrümmungen erleiden.

Tandler und Grosz (1913) fanden nun nach jahrelangen Versuchen, daß Unterbindung der Samenkanälchen die Geweihbildung nicht aufhebt. Es gehen wohl die Samenkanälchen zugrunde, aber das interstitielle Testikelgewebe bleibt erhalten.

Tandler unternahm eine Reise nach Lappland, um die Verhältnisse beim Renntier zu untersuchen. Das Renntier besitzt in beiden Geschlechtern ein Geweih. Tandler fand nun, daß die kastrierten Renntiere in beiden Geschlechtern das Geweih normal abwerfen und wieder neubilden. Tandler und Grosz (1908) hatten ferner nachgewiesen, daß die Bestrahlung mit Röntgenstrahlen beim Rehbock nur die Spermatogenese, nicht aber das interstitielle Gewebe schädigt, daher auch keine „Perücken" hervorbringt. Dazu liefern Versuche von Villemins (1906, 1907) an Weibchen anderer Tiere das Gegenstück, wo trotz eingetretener Sterilität infolge von Röntgenbestrahlung die sekundären Geschlechtscharaktere voll erhalten blieben. Nach Simmonds (1909—10) wirken Röntgenstrahlen auf Spermatogenese hemmend, begünstigen aber Fettansatz.

Es ist nun eine Reihe von Versuchen zu besprechen, die sich mit der Möglichkeit nervöser Einflüsse bei der Wirksamkeit des Geschlechtsapparates und seiner inneren Sekretion beschäftigen. Goltz (1874) fand, daß die Durchschneidung des Rückenmarks, ja selbst die Entfernung eines Stückes vom Lumbosakralmark (Goltz und Ewald 1896) nicht verhindert, daß Hündinnen brünstig werden, begattet werden, ohne fremde Beihilfe Junge werfen, die sie zu säugen vermögen. Man sieht also, daß alle diese normalen Erscheinungen des Geschlechtslebens, Geburt, Milchsekretion usw. im hohen Grade unabhängig sind vom Nervensystem. Genau denselben Erfolg erhielt Sherrington (1906) bei gleichzeitiger Durchschneidung des Rückenmarks und des Sympathikus.

Marschall und Jolly (1905) fanden, daß kastrierte Hündinnen nach Implantation eines Ovars normale Brunftperioden zeigten. Halban (1901) hatte bei kastrierten weiblichen Pavianen und Meerkatzen gefunden, daß die Menstruation sowie der Sexualzyklus bei der Implantation von Ovarien erhalten blieb, bei ihrer Wiederentfernung aufhörte. Mandl (1903) fand, daß für die Nidation des befruchteten Eies und die Schwangerschaft die Anwesenheit des Ovars nicht notwendig ist, sondern dieselbe geht ruhig vor sich auch nach Entfernung des Ovars.

Versuche, die den Zusammenhang zwischen Milchdrüsen, Ovarium und Uterus klarzulegen beabsichtigten, sind in großer Anzahl angestellt worden. Schebak (1912) exstirpierte jungen Zicklein sämtliche Milchdrüsen und fand, daß das Geschlechtsleben trotzdem normal verlief. Nach Uterusexstirpation traten in Versuchen von Foges (1908) an Häsinnen und Katzen keine Veränderungen an Ovarien und Brustdrüsen auf.

Ribbert (1898) und Pfister (1901) führten Versuche aus, in denen sie die Mamma an irgend einer anderen Stelle des Körpers des Weibchens verpflanzten. Sie fanden, daß die Milchdrüsensekretion auch in diesen verpflanzten Drüsen z. B. am Ohre normal vor sich ging und beim Geburtsakte einsetzte. Dies spricht sehr für eine innere Sekretion, die auf die Brustdrüsen ihren Einfluß ausübt. Lane-Claypon und Starling (1906) fanden, daß, wenn man fötales Gewebe in virginale Kaninchen einbringt, eine Hypertrophie der Mammardrüsen erfolgt. In gleicher Weise konnte Starling (1907) durch Injektion von Extrakten aus Föten Hypertrophie der Mammae bewirken, hingegen aber nicht durch Implantation und Injektion von Ovarien. Zu analogen Ergebnissen gelangten Biedl und Königsteiner (1910). Foà (1909) wies nach, daß man zur Erzielung derartiger Erfolge nicht einmal Föten derselben Art benötigt, sondern daß z. B. Rinderföten bei Kaninchen das gleiche bewirken wie Injektion von Kaninchenfötenextrakten. Basch (1909) fand, daß Einführung von Plazentagewebe in jungfräuliche Hündinnen keine Hypertrophie der Mamma bewirkte. Ribbert (1898) zeigte, daß die nach Ovariedektomie erfolgende Atrophie der Brustdrüsen aufgehalten wird, wenn man dem Frühkastrat an irgend einer Stelle wieder ein Ovarium implantiert. Halban (1901) beobachtete bei Exstirpation des Ovariums Reduktion der Brustdrüsen, bei Wiederimplantation des Ovariums neuerliches Anschwellen derselben. Schultz (1902) wies nach, daß nach Exstirpation der Ovarien bei Kaninchen Uterus und Tuben atrophieren. Ovariektomierte Kaninchen mit replantierten Ovarien haben normalen Uterus (Knauer 1896, 1900). Die Atrophie unterbleibt, auch wenn man dem Kaninchen Meerschweinchenovarien einsetzt. (Carmichael und Marshall 1907). Einseitige Entfernung des Ovars führt bloß zu kompensatorischer Hypertrophie des Ovars der Gegenseite (Carmichael und Marshall 1908). Nach Bukura (1907) sind für das Aufhalten der Uterusreduktion bloß

die reifen Follikel maßgebend und nicht das Strumagewebe. Leo Loeb (1907 bis 1911) fand, daß durch mechanische Eingriffe, wie Einschnitte, der Uterus veranlaßt werden konnte, Plazentagewebe zu bilden.

Wir schließen dieses Kapitel mit einem Beispiele über Korrelation männlicher Geschlechtsorgane. Hier fand bereits Athanasoff (1898), daß der Prostataschwund bei Hunden nach Kastration durch Injektion von Testikelsubstanz aufgehoben werden konnte.

Kapitel VIII/3.

Geschlechtsvertauschung („Feminierung“ und „Maskulierung“).

Von W. Schultz (1902, 1910) sind im Anschluß an Versuche von Knauer (1896, 1899, 1900) Versuche über Verpflanzung von Ovarien auf männliche Tiere und Tiere anderer Spezies ausgeführt worden. Die Tiere überlebten aber die Operation nicht genügend lange Zeit und konnten also nicht dazu dienen, die sich anschließenden Probleme zur Lösung zu bringen. Weiter wurden von B. Morpurgo (1909) Untersuchungen angestellt, um zu ermitteln, ob die sogenannte Parabiose zweier Tiere, also die künstliche Aneinanderheftung und Verwachsung zweier Individuen, eine gegenseitige Beeinflussung der sekundären Geschlechtscharaktere im Gefolge hat. Er verband immer je eine (weiße und graue) Maus männlichen und weiblichen Geschlechtes und fand, daß im weiteren Leben derselben kein gegenseitiger Einfluß auf die sekundären Geschlechtscharaktere konstatiert werden konnte, obgleich die Tiere durch das Blutgefäßsystem im Zusammenhange miteinander waren.

Erst die Versuche von Steinach, die 1894 beginnend, sich bis auf den heutigen Tag erstrecken (1911, 1912, 1913), haben die Erklärung für dieses Verhalten geliefert und die Rolle, welche die Keimdrüsen bei der Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere spielen, festgestellt.

Er fand zunächst, daß die sekundären Geschlechtscharaktere der kastrierten Tiere von jenen der nicht kastrierten nur im geringen Maße differieren; der allgemeine Habitus des Männchens und Weibchens bleibt auch bei den Kastraten erhalten. Es zeigen sich aber bei diesem Unterschiede namentlich in jenen sekundären Geschlechtscharakteren, die direkt mit der Ausführung der Geschlechtsprodukte in Beziehung stehen, als wie: Samenleiter, Penis, Prostata [X, 2 *a*] beziehungsweise Uterus, die alle starke Reduktionen erfahren (Versuche an Wanderratten [X, 2 *c*]). Steinach transplantierte nun frühkastrierten Tieren die heterologe Keimdrüse und es zeigte sich, daß diese Verpflanzung der entgegengesetzten Keimdrüse in den jugendlichen Kastraten beider Geschlechter ein Hervorrufen jener Charaktere zuwege brachte, die der eingepflanzten Keimdrüse entsprachen [X, 2 *i*]. Das Männchen des Meerschweinchens [X, 1 *a*] ist durch die kräftige Ausbildung seiner Stirn und seines Kopfes ausgezeichnet, was dem Tier ein gedrungenes Aussehen verleiht. Die Distanz der beiden Augen auf der Stirne ist eine außerordentlich weite. Ferner ist das Haarkleid desselben durch Entwicklung sehr starker, wenig biegsamer Haare charakterisiert. Außerdem ist das Männchen durch gewisse psychische Eigenschaften ausgezeichnet, wie das Verfolgen der Weibchen, seinen wilderen Charakter, Befehdung anderer Männchen usw. Ganz ebenso wie das normale Männchen verhält sich in bezug auf die sekundären Geschlechtsformen auch der Kastrat [X, 1 *c*].

Das normale Weibchen [X, 1 *b*] ist bedeutend kleiner, besitzt einen mehr spitzen Kopf, ein glattes seidenartiges Fell, eine geringere Entfernung der beiden Augen und zeigt ein abweichendes psychisches Verhalten. Das kastrierte Weibchen [X, 1 *e*] sieht wieder genau so aus wie das normale. Das kastrierte Männchen, dem Ovarien transplantiert wurden, oder wie Steinach es bezeichnet, das „feminierte“ Männchen [X, 1 *d*] weist ganz die Gestalt des weiblichen Tieres auf. Es ist kleiner als das normale Männchen und zeigt in seinem geschlechtlichen Verhalten Eigentümlichkeiten des Weibchens, indem es den Männchen entgegenkommt und von diesen auch als Weibchen agnosziert wird. Ganz analoge Versuche hat Steinach dann am Weibchen ausgeführt, indem er Weibchen kastrierte und diesen kastrierten Weibchen männliche Keimdrüsen in die Bauchhöhle transplantierte. Diese „maskulierten“ Weibchen [X, 1 *f*] nahmen

vollständig den Charakter eines Männchens an, indem sie die Größe der Männchen erreichten, einen außerordentlich gedrungenen Kopf besaßen und das Haarkleid grob und straff wurde. Es ist hinzuzufügen, daß diese maskulierten Weibchen den normalen Weibchen nachstellten, sich also auch psychisch wie Männchen verhielten.

Steinach hat ferner gefunden, daß die Männchen [X, 1 *g*], denen weibliche Keimdrüsen in einem sehr frühen Alter eingesetzt worden waren, nun auch eine Entwicklung der Zitzen [X, 1 *h*] erkennen ließen, wie sie normalerweise bei den weiblichen Meerschweinchen nur dann zu konstatieren ist, wenn diese schon konzipiert haben und knapp vor dem Austragen der Frucht stehen. Das feminierte Männchen leistet also mehr als ein Weibchen, das noch nicht belegt wurde. Es entsteht nun die Frage, wie diese Erscheinungen zu erklären sind.

Im Anschluß an seine früheren Untersuchungen über den Anteil, welchen die verschiedenen Gewebe der Keimdrüsen für die sekundären Geschlechtscharaktere haben, macht Steinach darauf aufmerksam, daß es für die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere nicht darauf ankommt, daß funktionierende Keimdrüsen vorhanden sind, sondern hauptsächlich darauf, daß das interstitielle Gewebe gut ausgebildet ist. Es zeigte sich, daß bei den implantierten Hoden und Ovarien die eigentlichen Geschlechtszellen zugrunde gehen, während sich das Zwischengewebe sehr stark entwickelt. Das Hinausschießen des feminierten Männchens über die Leistung des jungfräulichen Weibchens ist vielleicht auf die Überentwicklung des interstitiellen Gewebes zurückzuführen. Dadurch erklärt sich auch die periodische Funktion der weiblichen Brustdrüsen zur Zeit der Trächtigkeit, denn zu dieser Zeit sind die eigentlichen Geschlechtszellen funktionslos, während das interstitielle Gewebe stark wuchert. Steinach nennt aus allen diesen Gründen das interstitielle Gewebe „Pubertätsdrüse“, weil dessen innere Sekretion die eigentlichen Charaktere des Geschlechtes hervorbringt. Ich möchte noch hinzufügen, daß Steinach am letzten Naturforscherkongreß in Wien demonstrieren konnte, daß die feminierten Männchen auch imstande sind, Junge zu säugen und sogar den Trieb haben, die Jungen säugen zu lassen. In jeder Beziehung ähnlich wie bei den Meerschweinchen verliefen die Versuche an Ratten, nur daß hier, wo im männlichen Geschlechte keine

Brustzitzen angelegt sind, es nicht zu ihrem Funktionieren kommen konnte.*)

Bei den Säugetieren scheinen die Verhältnisse also jetzt außerordentlich klar zu liegen. Leider läßt sich ein Gleiches nicht von den übrigen Tieren sagen, da die Kastrationsfolgen außerordentlich schwer zu überblicken und in Einklang zu bringen sind, wenngleich die Ansicht Tandlers, daß ein verallgemeinerter Typus in beiden Geschlechtern zum Vorschein kommt, zu Recht besteht.

In bezug auf die Maskulierung und Feminierung liegen noch Versuche an anderen Tiergruppen vor. Regen (1909, 1910) hat versucht, Grillen zu kastrieren und fand, daß die einfache Kastration nicht imstande ist, die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere zu verhindern. Ganz ähnliche Versuche hatte Oudemans (1898) an Raupen des Schwammspinners, Ocneria dispar, ausgeführt mit analogem Erfolge. Diese Versuche wurden vielfach bestätigt (Bombyx mori — Kellogg 1904, Ocneria dispar — Meisenheimer 1907, O. d., Pieris brassicae P. napi — Kopeć 1908). Meisenheimer (1908) und Kopeć (1908) fanden allerdings, daß manchmal beim Schwammspinner in den weiblichen Kastraten eine Verdüsterung der Flügel beobachtet werden kann, was an die Männchen erinnert. Jedoch ist zu bemerken, daß auch beim normalen Tiere ähnliche Variationen zu bemerken sind (Kopeć 1910). In den letzten Jahren hat Meisenheimer (1909, 1910) auch Versuche gemacht, die heterologen Keimdrüsen zu vertauschen. Er entfernte normalen Raupen des Schwammspinners, bei denen schon in der ersten Häutung die Keimdrüsen sichtbar sind und es leicht zu unterscheiden ist, ob man männliche oder weibliche Keimdrüsen vor sich hat, die Keimdrüsen [X, 3*a*]. Meisenheimer tauschte nun die Keimdrüsen um [X, 3*b*] und fand, daß auch dann die ausschlüpfenden Schwammspinner in ihren sekundären Geschlechtscharakteren keine Änderung erfuhren. Die transplantierten Keimdrüsen gingen nicht zugrunde, sondern entwickelten sich in den Raupen, in welche sie eingepflanzt worden waren, vollkommen weiter. Ganz ähnliche Ver-

*) In neuester Zeit soll es nach Meldungen der Tagespresse Brandes gelungen sein, Maskulierung und Feminierung kastrierten Dammwildes einzuleiten, wobei das feminierte Männchen kein Geweih anlegte, hingegen das maskulierte Weibchen „aufsetzte“. Eine wissenschaftliche Publikation hierüber ist noch nicht erfolgt.

suche mit gleichem Resultate hat Kopeć (1911) an derselben Art und einer ganzen Reihe anderer Schmetterlingsarten, Gonopteryx rhamni, Pieris brassicae, P. napi, Gastropocha quercifolia, Lymantria monacha, Euproctis chrysorrhoea, Porthesia similis, Stilpnotia salicis ausgeführt. Auch an den heterologisierten Schwammspinnerlarven entfernte Fühler oder Flügelanlagen regenerierten in der für das ursprüngliche Geschlecht der Larve charakteristischen Weise (Kopeć 1912, 1913). Wir haben es hier entschieden mit einem anderen Verhalten als bei den Säugetieren zu tun. Bei den Schmetterlingen hat die Feminierung des Männchens die sekundären Geschlechtscharaktere durchaus nicht beeinflußt. Diese feminierten Schmetterlingsmännchen zeigen auch den heftigen Geschlechtsbetrieb des normalen Männchens und kopulieren mit Weibchen. Wie dies zu erklären ist, warum bei den Säugetieren die Feminierung und Maskulierung in einem ganz entgegengesetzten Sinne ausfällt als bei den Insekten, wissen wir nicht. Möglicherweise handelt es sich darum, daß bei den Insekten dem insterstitiellen Gewebe entsprechende Drüsen mit innerer Sekretion nicht vorhanden sind oder daß „Pubertätsdrüsen“ an anderen Teilen des Körpers liegen.

Genau dieselben Erscheinungen beobachtet man bei Transplantation der Testikeln des Männchens ins Weibchen. Es sieht so aus, als ob zwischen den Gliedertieren und den Wirbeltieren ein prinzipieller Gegensatz bestehen würde: die Entwicklungsstufe, auf welcher die Operationen durchgeführt worden sind, bei Säugern und Schmetterlingen zu homologisieren ist freilich unmöglich.

Jedoch hat uns die Natur einen Fall in die Hand gespielt, der zeigt, daß auch bei den Arthropoden eine Umstimmung der sekundären Geschlechtscharaktere selbst auf postlarvalen Stadien möglich ist. Giard hat darauf hingewiesen, daß bei manchen Crustaceen durch die Anwesenheit eines Parasiten, der Sacculina, die sekundären Geschlechtscharaktere weitgehend modifiziert werden, und zwar nehmen derartige von der Sacculina befallene männliche Krabben weibliche Charaktere an. Dieser von Giard beschriebene Fall wurde von Smith experimentell näher untersucht. Smith hat auch darüber Versuche angestellt, was geschieht, wenn man den Parasiten wieder entfernt. Die Untersuchungen von Smith (1906, 1910) haben folgende Resultate zutage gefördert: Als Objekt diente die Krabbengattung Inachus. Das Männchen von Inachus mauretanicus [X, 4♂] besitzt einen schlanken kurzen Hinterleib und

außerordentlich mächtig entwickelte Scheren. Am Abdomen hat das Männchen nur ein einziges Paar von Anhängen. Von diesen normalen Männchen unterscheidet sich das normale Weibchen [X, 4♀] durch die kolossale Entwicklung des Hinterleibes, der kugelförmig gewölbt ist, durch die sehr schwache Ausbildung der Scheren und dann namentlich durch die gänzlich anders geartete Ausbildung der Extremitäten des Abdomens. Und zwar besitzt das Abdomen vier Paar Gliedmaßenanhänge, die zweiästig und gefiedert sind und zur Befestigung der Eier dienen Werden nun männliche Individuen der Inachus von Sacculina befallen, so läßt sich folgendes beobachten: Dieser Parasit hängt sich gerade an die Grenze zwischen Thorax und Abdomen an und entsendet Ausläufer, die die Nahrnng aus dem Wirte dem Parasiten zuführen. Es zeigt sich nun, daß ein solches Inachusmännchen [X, 4*c*] seinen männlichen Charakter verliert. Die Schere z. B. wird nicht größer als beim Weibchen. Viel merkwürdiger sind aber die Veränderungen, die sich am Hinterleibe des Männchens abspielen. Zunächst fängt sich der Hinterleib an zu verbreitern, ohne aber zunächst kugelig zu werden. Betrachten wir die Unterseite des Abdomens, so sehen wir, daß nicht nur diese Verbreiterung des Abdomens das parasitisch infizierte Männchen dem Weibchen ähnlich gemacht hat, sondern daß auch die Anhänge des Abdomens des Männchens kürzer geworden sind. und daß außer diesen Anhängen Anhänge an solchen Abdominalsegmenten auftreten, an denen das Männchen überhaupt keine zu haben pflegt. Diese überzähligen Anhänge sind ganz ähnlich den Eierträgern des Weibchens. Wird der Parasit nicht entfernt, so bildet sich der weibliche Charakter immer mehr aus. Der männliche Hinterleib schwillt schließlich kugelförmig an und auf der Ventralseite erfolgt vollkommener Schwund der männlichen Kopulationsstacheln, die eine ebensolche Ausbildung wie beim Weibchen erfahren können.

Am merkwürdigsten ist aber das Verhalten nach Entfernung des Parasiten. In diesem Falle beginnt die durch den Parasiten zur Degeneration gebrachte Keimdrüse wieder zu regenerieren. Die regenerierte Keimdrüse ist aber kein Hoden mehr, sondern ein Ovarium, indem in ihr Eier produziert werden. Es wurde also hier die Keimdrüse selbst umgestimmt. Dieser Fall ist so außergewöhnlich, daß er jedenfalls noch einer Bestätigung bedurfte. Sie erfolgte durch P o t t s (1906) Untersuchungen an Eupagurus;

hier verwandelt sich die männliche Keimdrüse sogar auch bei Nichtentfernung des Parasiten in eine vollkommene Eier enthaltende Keimdrüse.

Es entsteht nun die Frage, was geschieht, wenn ein Weibchen von einem derartigen Parasiten befallen wird? In einem solchen Falle [X, 4 *e*] erfolgt eine bescheidene Reduktion des Hinterleibes, namentlich zeigt sich, daß die der Befestigung der Eier dienenden Anhänge kleiner werden, so daß das Weibchen in bezug auf seine Anhänge ähnlich wird dem in der parasitären Kastration befindlichen Männchen. Niemals findet aber eine Entwicklung von Spermatozoen statt oder eine Ausbildung der Kopulationsstacheln oder der männlichen Schere.

Es fragt sich nun, wie diese merkwürdigen Ergebnisse in Beziehung zu setzen sind zu den bisher bekannt gewordenen Ergebnissen an Säugetieren. Von Biedl ist die Ansicht ausgesprochen worden, daß es sich in dem Falle des parasitär kastrierten Männchens um einen direkten Einfluß des Parasiten handelt. Die Parasiten sind nämlich sämtlich Weibchen und es wäre nun nicht ausgeschlossen, daß der Stoffwechsel von Inachus, da das Wirtstier ja mit dem Parasiten in Stoffaustausch steht, durch die innere Sekretion des weiblichen Parasiten in einer solchen Weise beeinflußt wird, daß die besprochene Umstimmung der Keimdrüse sowie die ihr entsprechende Änderung der sekundären Geschlechtscharaktere erfolgt. Smith selbst hat den Stoffwechsel der Kastrate und der normalen Tiere untersucht und findet, daß in den Kastraten gewisse der Fettreihe angehörige chemische Produkte gebildet werden, die sich auch im normalen Weibchen vorfinden (auch die Geschlechtstiere von Carcinus maenas lassen sich durch den Chemismus von Blut und Leber unterscheiden; Smith 1911 *7*). Durch den Parasiten würde der Stoffwechsel des Männchens so abgeändert, daß dieser dem Stoffwechsel des Weibchens entspricht. Natürlich ist damit noch keine Erklärung, sondern bloß eine Umschreibung der Tatsachen gegeben.

Smith (1910 *4*) beschrieb übrigens auch als parasitäre Kastration einen Fall, in dem durch Tuberkulose eines Hahnes weitgehende Degenerationen der sekundären Geschlechtsmerkmale und des Hodens stattfanden, obzwar letzterer nicht selbst von der Tuberkelinvasion befallen war. Meyns (1912) transplantierte jugendliche Hoden von Fröschen auf männliche Kastrate und will nun in diesen Transplantaten das Auftreten von Eiern kon-

statiert haben. Die beiden letzteren Angaben würden sich nicht mit dem Einflusse eines weiblichen Parasiten vereinbaren lassen. Ein ausführliches Verzeichnis parasitischer Kastrationen vornehmlich bei Insekten ist in Wheeler (1910) zu finden.

Dieser Autor kommt zum Schlusse, daß lediglich die geringere Nahrungszufuhr bei Anwesenheit von Parasiten den Schwund der charakteristischen sekundären Merkmale der Kerfe herbeiführe und stellt diese parasitäre Kastration auf eine Stufe mit den „kleinen“ Formen, welche bei Hirschkäfern, Nashornkäfern, Ohrwürmern u. a. Insekten infolge Nahrungsmangels ohne parasitischer Invasion entstehen sollen, wofür aber experimentelle Beweise bis jetzt fehlen.

Daß bei den Insekten keineswegs die primären und sekundären Geschlechtscharaktere unabänderlich miteinander in ein und demselben Geschlechte verknüpft sind, dafür sprechen die Vererbungsversuche an Schwammspinnern (Brake, vgl. Exp.-Zool., 3. Bd., S. 54), wo Kreuzungen verschiedener Lokalrassen und auch eine mehrere Generationen fortgesetzte Inzucht gesetzmäßige Kombinationen männlicher und weiblicher sekundärer Geschlechtscharaktere an Individuen mit weiblichen, selten auch mit männlichen Geschlechtsdrüsen, hervorrief (Goldschmidt 1911, 1912).

Kapitel VIII/4.

Geschlechtsbestimmung.

Das Problem der Geschlechtsbestimmung hat die Wissenschaft von alters her beschäftigt, aber von einer wirklichen Lösung des Problems sind wir vielleicht noch am weitesten von allen Problemen der Biologie entfernt. Ich kann mich an dieser Stelle nicht eingehend auf die ganze Frage einlassen, sondern verweise in dieser Hinsicht auf die Zusammenfassungen von Caullery (1913), Hofstätter (1913), Kammerer (1912), Lénhossek (1903), Th. H. Morgan (1913), Schleip (1912). Ich will hier nur jene Arbeiten berücksichtigen, die auf einer experimentellen Grundlage fußen und die Anordnung befolgen, daß ich ausgehend

von den Wirbeltieren immer tiefer in der Tierreihe hinabsteige. Eine große Menge statistischer Angaben lasse ich daher fort, weil sie nicht experimentell erhärtet sind.

Ausgehend von der Idee der inneren Sekretion stellte Peham (1907) bei Kaninchenweibchen Fütterungsversuche mit Ovarialsubstanz an, konnte aber keinen Einfluß auf das Geschlecht der von diesen Weibchen geborenen Jungen feststellen. Glücklicher glaubte Russo (1909) zu sein, der Kaninchen Lezithin verfütterte beziehungsweise injizierte und einen größeren Prozentsatz von Weibchen erzielte. Die Versuche wurden von Basile (1908) nachgeprüft, der feststellte, daß dieser Einfluß auf das Geschlecht nur ein scheinbarer ist, indem die männlichen Föten vom Lezithin mehr geschädigt werden als die weiblichen; auf diese Art kommt auch durch Injektion von Vaselinöl ein weibliches Übergewicht heraus. O. Schultze (1903) untersuchte den Einfluß geänderter Ernährungsverhältnisse (Hunger, zu reichliche Nahrung) und konnte keinen Einfluß derselben auf das Geschlecht der neugeborenen Mäuse konstatieren. Ebensowenig geben die Versuche von Heape (1907, 1908) einen Fingerzeig über diese Erscheinung. Merkwürdige Ergebnisse erhielt ein anderer Forscher (Alexander nach Kammerer); derselbe berichtet, daß bei Behandlung der weiblichen Mäuse mit dem elektrischen Strom lauter Männchen resultieren. Die Versuche würden aber höchstens beweisen, daß die weiblichen Föten gegenüber dem elektrischen Strom empfindlicher sind als die männlichen. Von einer schon alten Theorie ausgehend, nahm Gönner (nach Lénhossek) halbseitige Kastrationen weiblicher Kaninchen vor, erhielt aber von ihnen Jungen beiderlei Geschlechtes. Früher war nämlich die Ansicht vorhanden, daß die beiden Ovarien je einem Geschlechte entsprechen sollten, aus den Eizellen des einen sollten nur männliche, aus jenen des anderen nur weibliche Nachkommen hervorgehen. In ähnlicher Weise wurde diese Ansicht auch von Doncaster und Marshall (1910) widerlegt. Eine analoge Theorie, die sich aber auf die beiden männlichen Keimdrüsen bezieht, ist gleichfalls ausgesprochen worden. Aber auch hier haben Versuche festgestellt, daß die Seite, von welcher der Samen stammt, ohne Einfluß auf das Geschlecht der Jungen ist. Bei halbseitiger Kastration männlicher Ratten resultierten gleichfalls Jungen beiderlei Geschlechtes (Copeman 1908; über halbseitige Kastration von Männchen und Weibchen vgl. auch King 1911).

Über Vögel und Reptilien fehlen in bezug auf die Frage der Geschlechtsbeeinflussung noch Angaben (vgl. E. Thomsen 1911). Bei den Amphibien wurden von Born (1881) an Kaulquappen Versuche angestellt. Dieser Forscher fand, daß bei ungünstiger Fütterung der Kaulquappen 95% der sich aus ihnen entwickelnden reifen Geschlechtstiere Weibchen waren. Ich mache hier ausdrücklich aufmerksam, daß es sich hier nicht um eine Beeinflussung des eierlegenden Weibchens handelt, sondern um eine Wirkung auf die schon geborenen Kaulquappen selbst. Ähnliche Angaben machte Yung (1881). Born glaubte auch, daß die dünnere und dickere Konsistenz des verwendeten Samens von Einfluß für das Geschlecht sei, indem im ersteren Falle hauptsächlich Männchen, im letzteren Weibchen entstehen sollten. Pflüger (1882 *Konzentration*, auch Griesheim, Kochs und Pflüger 1881) hat dies aber als irrtümlich nachgewiesen. Pflüger zeigte, daß in bezug auf die Geschlechtsverhältnisse der von den Samen eines und desselben Männchens stammenden Jungen außerordentliche Verschiedenheiten bestehen, daß aber dieselben mit den bei den betreffenden Lokalrassen zu beobachtenden Verhältnissen übereinstimmen. Pflüger ließ sich von verschiedenen Lokalitäten Eier kommen und erhob zugleich das Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter an der betreffenden Lokalität. Dieses stimmte mit dem Verhältnis überein, das die künstlich besamten Eier lieferten, unabhängig von den Lebensbedingungen. Cuénot (1899) konstatierte an Rana temporaria gleichfalls, daß die Ernährungsverhältnisse keinen Einfluß auf dieses Zahlenverhältnis nehmen.

R. Hertwig (1905, 1906, 1907) fand, daß sich bei höherer Temperatur mehr Weibchen, bei niederer Temperatur mehr Männchen aus den gezüchteten Kaulquappen entwickelten. Da er aber angibt, daß in diesen Kulturen große Sterblichkeit herrschte, so möchte ich dieses Ergebnis, obwohl Hertwig (1912) selbst eine solche Erklärung ablehnt, auf ein selektives Zugrundegehen der Männchen beziehungsweise der Weibchen bei den betreffenden Temperaturen zurückführen. Hertwig (1912) findet weiter die merkwürdige Beziehung, wonach aus überreifen Eiern bei Rana esculenta lauter Männchen hervorgehen sollen. Er konnte die Versuche an ein und demselben Weibchen durchführen und die Eier auch unter den gleichen Bedingungen aufziehen. Unter normalen Verhältnissen kommen immer mehr Weibchen als Männchen, bei über-

reifen Eiern aber immer mehr Männchen zum Vorschein. Diese Versuche wurden auch von Kuschakewitsch (1910) bestätigt.

Bei der Kröte wurden von King (1909) Temperaturversuche angestellt und mehr Weibchen aus Eiern von Bufo lentiginosa bei Wärme erhalten, wenn die Zuchttiere bereits vor der Eiablage in höherer Temperatur gehalten worden waren; Hungern hatte keinen Einfluß auf das Geschlechtsverhältnis, ebensowenig die Qualität des Futters (1907). King (1912) glaubt schließlich einen modifizierenden Faktor in der Trockenhaltung der Eier während der Befruchtung gefunden zu haben: es resultierten dann doppelt so viel Weibchen als Männchen.

Nach Thumm (1908) sollen bei den lebendig gebärenden Kärpflingen und Cichlosoma nigrofasciatum große Weibchen mit kleinen Männchen zur Erzeugung von männlichen Fischen, große Männchen mit kleinen Weibchen zur Erzeugung von weiblichen Fischen führen.

Bei Raupen von Vanessa urticae sollte reichlichere Ernährung nach Landois (1867) Weibchen, schlechtere Männchen ergeben; auch Treat (1873, 1898) will je nach der Ernährung aus Raupen von Papilio Asterias, Vanessa antiopa, Drysocampa rubicunda das Geschlecht bestimmt haben; Flammarion (1899) schreibt dem violetten Licht eine weibliche Tendenz, dem hellblauen (!) eine männliche zu; alle diese Angaben verdienen nach unseren Erfahrungen über die frühe Differenzierung der Geschlechtsdrüsen bei den Insekten keine Beachtung.

Wie Geschlechtsbestimmung durch die Unverträglichkeit von Faktoren mit einem bestimmten Geschlechte vorgetäuscht werden kann, zeigen sehr schön Versuche von Morgan (1912 mehrere Abhandlungen; vgl. auch 1913 und Rawls 1913, Doncaster 1913 *female*) an der Obstfliege Drosophila ampelophila [XI, 1], deren Männchen durch einen „Geschlechtskamm“ [IX, 1β] an den Vorderbeinen leicht kenntlich sind. Werden rotäugige Weibchen in zwei Generationen mit weißäugigen Männchen gepaart [IX, *A* und *B*], so resultieren nun in der nächsten Generation [IX, *C*] zweimal soviel Weibchen als Männchen. Dies kommt aber daher, daß von den vier möglichen Merkmalskombinationen der Augenfarbe und des Geschlechtes die eine, nämlich „rotäugige Männchen“, überhaupt nicht auftritt, also offenbar die Rotäugigkeit einen inneren mit Männlichkeit unverträglichen Faktor involviert. Auch in den weiteren

Generationen [IX, *D*] treten keine rotäugigen Männchen auf. Etwas anders ist der Fall einer kurzflügeligen Mutante [XI, 1 *a*], welche wieder mit einer kurzflügeligen gepaart, unfruchtbar bleibt, hingegen mit einer langflügeligen weitergezogen werden kann. (Zur Frage der Bindung des Geschlechtes an bestimmte Rassencharaktere vgl. außer den Exp.-Zool., 3. Bd., Kap. V angeführten Fällen Bateson 1911, Dexter 1912, Doncaster 1913 *cats*, Goodale 1909, 1911, Morgan und Casteel 1913, Phillips 1912*), Sturtevant 1911, 1912, 1913 *Drosophila***); über die Kupplung von zwei nicht geschlechtlichen Merkmalen Sturtevant 1913 *Rabbit*, Tanaka 1913).

Wir müssen nun zu sehr wichtigen Versuchen an Hymenopteren übergehen. Seit Dzierzon (1845, 1849, 1852) die Theorie aufgestellt hatte, daß die männlichen Bienen (Drohnen) aus parthenogenetischen Eiern entstehen, hat sich ein heftiger Streit entfaltet, ob diese Theorie richtig sei. Die Beweise sind in ausgedehnter Weise von Berlepsch (1853, 1854, 1855) geliefert worden. Dieser fand, daß bei Königinnen, die man in einen Eiskeller bringt, wodurch dieselben eine Lähmung des Kopulationsapparates erfahren und nicht imstande sind, das Receptaculum seminis in Tätigkeit zu setzen, nur mehr Drohnen gebildet werden. Er fand weiters, daß flügellahme Königinnen nur Männchen produzieren. Er zeigte weiters (1856), daß bei Kreuzung einer reinen Königin, z. B. der deutschen Rasse [XI, 2 *A* ♀], mit einer fremden Drohne, z. B. der italienischen Rasse [XI, 2 *A* ♂], die Arbeiterinnen, welche aus dieser Befruchtung hervorgehen, beide Charaktere vereinigen, wobei jedoch die schwarze Farbe überwiegt („dominiert"), die Drohnen aber immer die Merkmale der Königin aufweisen [XI, *B*]. Zwar sind gelegentlich Beobachtungen gemacht worden, daß derartige Drohnen die Charaktere beider Rassen vereinen; aber in solchen Fällen war entweder eine Königin verwendet worden, die selbst eine Kreuzung der beiden Rassen vorstellte oder es können, wo es sich um ganz vereinzelte Exemplare handelt (z. B. bei Cuénot 1909) hermaphroditische Individuen gewesen sein (über das Vorkommen von Hermaphroditismus bei Bienen

*) Auch J. C. Phillips, A further study etc. with observations on the sex ratio of hybrid ducks, J. of Exp.-Zool. XVI, 131, **1914**.

) Sturtevant, A. H., Linkage in the Silk-worm moth, American Naturalist **1914.

vgl. Engelhardt 1914*). Siebold (1856) wies direkt nach, daß die Drohneneier keine Spermatozoen enthalten [XI, 2*a*]; die zytologischen Verhältnisse sind von Petrunkewitsch (1901) näher untersucht worden [XI, 2*b*]. Sehr interessant ist die Art und Weise, in der sich die Königin durch die Nahrung unterscheidet, mit der sie während der Larvenzeit gefüttert wird. Die sich zu Arbeiterinnen entwickelnden Larven erhalten nach den ersten Tagen bloß einen aus Blütenstaub und Honig bestehenden Futterbrei, der von den Arbeiterinnen noch nicht in ihrem Magen verarbeitet worden war, während die Larve, aus der sich eine künftige Königin entwickeln soll, die ganze Zeit hindurch einen Futterbrei erhält, der vorher im Magen der Arbeiterinnen verarbeitet worden war. Es liegt nahe daran zu denken, daß der Futterbrei, den die Arbeiterinnen in ihrem Magen erzeugen, mit der vollständigen Ausbildung der weiblichen Geschlechtsorgane an der Königin etwas zu tun hat, besonders da die Ausbildung der Geschlechtsdrüsen erst am sechsten Tage beginnen soll (Leuckart 1855, 1858).

Die Bienenköniginnen legen also Eier, die, wenn sie nicht befruchtet werden, sich zu männlichen Bienen entwickeln. Der innersekretorische Einfluß einer männlichen Substanz ist in den Eiern sehr stark entwickelt, hingegen sehr schwach nur die Tendenz sich zum Weibchen zu entwickeln. Kommt eine Befruchtung zustande, so ist die Möglichkeit gegeben, daß die aus dem Ei ausschlüpfende Larve zu einem Weibchen heranwächst. Diese Befruchtung ist aber für sich allein nicht genügend, um die volle Entfaltung der weiblichen Geschlechtscharaktere zu bewirken, weil die Tendenz hiezu nur sehr schwach im Ei entwickelt ist. Es muß jetzt erst eine bestimmte Fütterung einsetzen, welche die weiblichen Charaktere zur vollen Entfaltung bringt. Es sei noch darauf hingewiesen, daß man auch eine Zeitlang meinte, daß vielleicht der Unterschied der durch die verschiedene Größe der Zellen, in welchen die Drohnenlarven gehalten werden, aufgestapelten Nahrungsmenge für die Geschlechtsbestimmung maßgebend ist. Hier ist aber von Fabre nachgewiesen worden, daß es bei Wespen, deren Weibchen in größeren Zellen, deren Männchen in kleineren Zellen aufgezogen werden, keinen Ein-

---

*) V. v. Engelhardt, Über den Bau der gynandromorphen Bienen, Apis mellifica, Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie X, 161, 1914.

fluß auf das Geschlecht des sich entwickelnden Tieres hat, wenn man die Larven in Zellen verschiedener Größe setzt.

In neuerer Zeit sind die alten Versuche an Bienen von Breslau (1908) wiederholt worden, der sie bestätigen konnte und namentlich die Funktion der Samenpumpe, welche für die willkürliche Besamung der Eier durch die Königin so wichtig ist, klarlegte (1905) [XI, 2*c*].

Es liegt nahe nach Herbeiführung künstlicher Parthenogenese bei anderen Tierarten die aufgezogenen Nachkommen auf ihr Geschlecht hin zu untersuchen. Bei der Schwierigkeit, dieses Material zu kultivieren, ist man noch nicht zu definitiven Resultaten gelangt: Delâge (1908) erhielt beim Seeigel keine Reife, vielleicht gehört hieher auch mein mit rein mütterlichen Charakteren aus der künstlichen Befruchtung von Sphodromantis durch Mantissamen hervorgegangene Gottesanbeterinmännchen (Przibram 1909); Loeb und Bancroft (1913 *Sex*) erhielten in einer Versuchsreihe zwei Weibchen, dann aber (1913 *frogs*) hermaphroditische oder männliche Quappen.

Während wir es bei den Hymenopteren mit zweierlei Geschlechtstieren zu tun haben, kommen bei den anderen Gruppen der Insekten weitere Komplikationen hinzu. So haben wir bei den Aphiden dreierlei Geschlechtstiere: erstens solche, die sich nur parthenogenetisch fortpflanzen (Ammen), zweitens die beiden Geschlechtstiere, die untereinander eine Copula eingehen. Es hat sich nun darum gehandelt, ob man die beiden Generationen willkürlich hervorrufen kann. Nach Kyber (1813) können die Rosen- und Nelkenblattlaus, Aphis rosae und Aphis dianthi, durch frische, reichliche Nahrung 4 Jahre hindurch zur parthenogenetischen Fortpflanzung gezwungen werden, während sonst Männchen auftreten.

Mordwilko (1907) konnte ebenfalls durch schlechte Ernährung bei niederer Temperatur die geschlechtliche Generation der Pflanzenläuse, durch gute parthenogenetische Weibchen hervorrufen, Wärme vermochte aber den Einfluß der schlechten Ernährung zu kompensieren. Grassi (1907) experimentierte an Phylloxera und fand nicht zu jeder Jahreszeit eine Beeinflussung möglich. Im Sommer gelang es ihm durch verschiedene Ernährung bald eine parthenogenetische (amerikanische Rebe, einzelne Wurzellaus), bald eine Geschlechtsgeneration zu erhalten (europäische Rebe, viele Wurzelläuse). Im Frühjahr mißlangen

die Versuche; es konnten immer nur parthenogenetische Generationen erhalten werden. Analoges gilt für die Herbstzeit, in welcher immer nur Geschlechtsgenerationen, also Männchen und Weibchen auftraten.

Vollkommen negativ fielen die Versuche von Morgan aus (1906 *Phylloxerans*, 1908 *Phylloxerans*, 1909 *Phylloxerans*, 1909 *Sex.*). Seine Versuche bei Phylloxera und Aphiden, willkürlich geschlechtlich sich fortpflanzende und parthenogenetisch sich fortpflanzende Generationen zu erzielen, sind sämtlich gescheitert; er fand eine unabänderlich fixierte, in den Chromosomenverhältnissen begründete Zyklenfolge durchaus bestätigt [XI, 3]. Es muß aber bemerkt werden, daß Morgan überhaupt keinerlei durch äußere Einflüsse bedingte Änderungen gelten läßt, sondern ein strenggläubiger Anhänger der Mutationstheorie ist.

Bei den Cladoceren hat Schmankewitsch (1875) seine berühmt gewordenen Untersuchungen an Artemia salina ausgeführt. Bei Erhöhung des Salzgehaltes traten vorwiegend Männchen, bei Erniedrigung desselben Weibchen auf. Richtiger ist aber zu sagen, daß er bei Erhöhung des Salzgehaltes Männchen und Weibchen erhielt, bei Erniedrigung aber parthenogenetische Weibchen. Ganz ähnliche Verhältnisse fand Schmankewitsch bei den Daphniden, Daphnien und Moina.

Es sind nun eine Reihe neuer Versuche an Daphniden zu besprechen. Issakówitsch (1905) untersuchte den Einfluß verschiedener Temperaturen und fand, daß bei 24° C fast lauter Weibchen, bei 16° C anfangs Weibchen, dann eine zunehmende Anzahl von Männchen, bei 8° C überwiegend Männchen entstehen. Die bei 24° C gezüchteten Weibchen starben aber in den betreffenden Kulturen bald aus, weil sie keine Männchen zur Begattung hatten. Die Männchen sind wahrscheinlich schon früher zugrunde gegangen; bei 8° C konnten sich wieder die Männchen nicht fortpflanzen, weil die Weibchen fehlten. Bei höheren Temperaturen starben also mehr Männchen, bei niedrigeren mehr Weibchen. Issakówitsch erkennt auch an, daß in erster Linie innere Vorgänge für das Auftreten der Geschlechtsgeneration maßgebend sind; die Beeinflussung des Zahlenverhältnisses der beiden Geschlechter in seinen Versuchen war ja nur scheinbar.

Langhans (1909) glaubt, daß durch Herabsetzung der Temperatur und Erhöhung des Kohlensäuregehaltes des Wassers mehr Männchen erzeugt werden. Die früher von Weissmann

(1876/79) vertretene Ansicht, daß durch Änderung der äußeren Faktoren überhaupt keine Veränderungen bezüglich jener Verhältnisse erzielt werden könne, wird von Keilhak (1906), Strohl (1907), Kuttner (1909), Woltereck (1909) geteilt.

1910 wurde von Papanikolau festgestellt, daß die Nachkommen des ersten Geleges eines Weibchens von Moina rectirostris oder Simocephalus vetulus sich parthenogenetisch fortpflanzten. Im weiteren Gelegen treten aber immer mehr Geschlechtsformen auf. Die Eier dieser verschiedenen Geschlechtstiere sind auch durch verschiedene Färbung erkenntlich. Die Eier, welche parthenogenetisch sich fortpflanzende Weibchen liefern, sind violett, die, welche Männchen liefern, blau-violett und die, welche gewöhnliche Weibchen liefern, blau gefärbt. Mc. Clendon (1910) fand bei Daphnia ebenfalls die parthenogenetische Tendenz bei den ersten Gelegen; desgleichen Scharffenberg (1910). Der Einfluß der Temperatur ist nur in einer bestimmten Lebensperiode (Mitte Sommers) vorhanden. Ähnliches fanden andere Forscher (Woltereck 1911; Scapholebris mucronata — Gruber 1913; Moina rectirostris — Grosvenor und Smith 1913).

Montgomery (1908) zählte unter den Eikokonen eines Spinnenweibchens in der Regel am meisten Männchen aus dem erstabgelegten Kokon. Damit verlassen wir die Arthropoden und gehen nun zu den Würmern über.

Bei den Würmern liegen die Verhältnisse komplizierter, da die Würmer zum großen Teil Hermaphroditen sind. Bei Criodrilus fand Janda (1912), daß nach Abschneiden der Geschlechtsregion Geschlechtsorgane in Regionen erzeugt werden, in denen normalerweise überhaupt keine Geschlechtsorgane auftreten oder bloß die Organe des heterologen Geschlechtes liegen sollten.

In anderen Fällen kombinieren sich die hermaphroditischen Generationen mit Generationen, die sich getrenntgeschlechtlich verhalten. Bei Rhabditis nigrivenosa liefert eine hermaphroditische Generation in der Lunge des Frosches Männchen und Weibchen. Die aus der Begattung dieser Männchen und Weibchen resultierende Generation ist wieder hermaphoditisch. Die Zellen der hermaphroditischen Generation besitzen 12 Chromosomen. Dieses Tier liefert nun Samen, die entweder 5 oder 6 Chromosomen enthalten. Boveri (1911) entwickelt nun die Ansicht, daß,

wenn diese beiderlei Samen mit Eizellen zusammentreffen, in dem einen Falle Männchen mit 11 Chromosomen in den Körperzellen, im anderen Weibchen mit 12 Chromosomen in den Körperzellen entstehen. Die Eier der Weibchen ergeben mit den Samenfäden zu 6 Chromosomen Hermaphroditen, während die Samenfäden zu 6 Chromosomen zugrunde gehen sollen. Eine experimentelle Bestätigung dieser Ansicht ist aber noch ausstehend.

Bei Dinophilus apatris gelang es Korschelt (1887) größere und kleinere Eier zu unterscheiden [XI, 4 *a*]. Aus den größeren gingen Weibchen [XI, 4 ♀], aus den kleineren Männchen [XI, 4 ♂] hervor. Man hat versucht, die Geschlechtsverhältnisse durch Hunger und Temperaturänderung zu modifizieren und hat gefunden, daß in der Kälte mehr Weibchen, in der Wärme mehr Männchen entstehen (Malsen 1906).

Auch die zu den Rotatorien gehörige Hydatina lieferte in den Versuchen von Maupas (1900) bei höherer Temperatur mehr Männchen. Diese Versuche wurden von M. Nußbaum (1897) angegriffen und das Ergebnis auf geänderte, verschlechterte Nahrungsbedingungen zurückgeführt. Punnett (1906) gibt wieder an, daß es Rassen gibt, die nur Männchen, und andere, die nur Weibchen erzeugen. Er fand auch, daß in der Wärme zwar kleinere Eier gebildet werden, daß diese aber trotzdem Weibchen liefern. Nach Morgan (Lit.-Verz. I., 1913) handelt es sich wieder um einen fixierten, in Chromosomenverhältnissen begründeten Generationszyklus, wobei die ersten Gelege der Weibchen ähnlich wie bei den Daphniden parthenogenetische, die späteren bisexuell sich fortpflanzende Individuen liefern [XI, 5]. Er kann sich auf Versuche von Whitney (1908, 1910) stützen, der fand, daß hier das Alter der Familie eine wichtige Rolle spielt, indem die ersten Gelege sich immer parthenogenetisch fortpflanzen, und äußere Insulten wie Zentrifugieren, obzwar die Eier stark verändernd, auf die Geschlechtsausbildung nicht einwirken (1909). Mitchell (1913) glaubt insofern eine gewisse Veränderung des Geschlechtsverhältnisses bei Asplachna amphora erhalten zu haben, als bei gewissen Fütterungen Mutationen der Form auftreten, unter denen die Männchen verschieden zahlreich vertreten sind. Shull (1910) wieder bestätigt die Untersuchungen Nußbaums und macht namentlich die bei reichlicher Fütterung sich anhäufenden Exkretprodukte für Parthenogenese verantwortlich (1911, auch 1912, 1913).

In neuester Zeit hat Baltzer*) an Bonellia viridis beobachtet, daß die Larven, wenn ihnen Gelegenheit zur Anheftung an den Rüssel der Weibchen gegeben ist, sich ausnahmslos zu Männchen entwickeln; man wußte schon lange, daß die wenig differenzierten Männchen dieser Art habituell am Rüssel des Weibchens festhaften. Wurden jedoch die Larven verhindert einen weiblichen Rüssel zu finden, so entwickelten sich die überwiegende Mehrheit zu weiblichen Bonellien. Wurden bereits angeheftete Larven gewaltsam von den Rüsseln wieder abgeschüttelt, so entstanden neben wenigen Weibchen und Männchen vorwiegend Zwitter, und zwar haben diese um so mehr männliche Charaktere ausgebildet, je später die Lostrennung erfolgt war.

Nußbaum (1892) sah bei dürftiger Ernährung an Hydra viridis bloß Hoden, bei reichlicher bloß Eier sich entwickeln und Hertwig gibt (1906) ebenfalls an, daß die Entwicklung der Hoden durch Wärme, die der Ovarien durch Kälte gefördert wird. E. Schultz (1906) konnte bei Hydra fusca durch ungünstige Ernährung die beginnende Knospenbildung unterdrücken und Hodenbildung hervorrufen. Eine auf niedrige Temperatur erfolgende Temperaturerhöhung bei Hunger führt nach Whitney (1907) bei Hydra viridis zur Entwicklung der Hoden, Eier und rapiden Knospung.

Auch Einzellige verändern die Geschlechtsverhältnisse mit der Temperatur: Carchesium polypinum zeigte in der Kälte 50% unveränderte, nicht sich fortpflanzende Tiere, 40% Mikrogametenbildung, 10% waren in Kopulation; bei Zimmertemperatur waren 66—70% in Kopulation; in der Wärme waren 68% unverändert, 32% in Kopulation; bei beiden letzteren Temperaturen wurde Mikrogametenbildung nicht beobachtet (Popoff 1908).

---

*) F. Baltzer, Die Bestimmung des Geschlechtes nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia, Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, XXII, 1, 1914.

VIII/5. Kapitel.

Innere Sekretion: c) Metamorphose.

Wir haben bei der Betrachtung der verschiedenen von der inneren Sekretion abhängigen Vorgänge gesehen, daß mit einem bestimmten Alter eines Tieres nicht immer notwendigerweise eine bestimmte Wachstumsgröße verknüpft ist, sowie auch nicht die Erreichung eines bestimmten Geschlechtszustandes. Es fragt sich nun, ob die Erreichung einer gewissen Entwicklungsstufe von Anfang an für ein bestimmtes Tier gegeben ist, oder ob sich auch dieser Vorgang von den übrigen Vorgängen isolieren und in seinen Ursachen verfolgen läßt.

Wenn ein Tier, nehmen wir an das Ei eines Seeigels, sich zu entwickeln beginnt, so zeigt sich, daß zunächst durch eine Reihe von Zellteilungen das Eimaterial zerlegt wird, daß dann aber bei immer weiterer Fortsetzung der Zellteilungen zugleich ein Heranwachsen der durch die Zellteilungen entstandenen Zellen auf ein bestimmtes Maß stattfindet. Mit der Aufnahme von Nährstoffen von außen können die Zellen in außerordentlich reichlicher Weise vermehrt werden, so daß schließlich ein größeres Tier mit verschiedenen Organen resultiert. Erst in neuerer Zeit ist aber untersucht worden, ob auch die postembryonalen Zellteilungen in bestimmter Weise auftreten, oder ob ein mehr durch zufälliges Geschehen gegebener Vorgang statthat. Das Problem wurde von Gurwitsch (1910) am Seeigel, Strongylocentrotus lividus, studiert und er fand, daß die Verteilung der Mitosen auch auf den späteren Stadien der Seeigelentwicklung in streng gesetzmäßiger Weise abläuft, und zwar so, daß immer auf den beiden Seiten der Symmetrieebene des sich entwickelnden Tieres gleichzeitig die gleiche Anzahl von Mitosen statthat.

Es ist nun die Frage, ob dieses Verhältnis durch die Zeit selbst oder durch irgend einen anderen Zusammenhang gegeben ist, der den ganzen Seeigelkeim beherrscht und eben bewirkt, daß, wenn in der einen der beiden Symmetrieebenen Zellteilungen auftreten, sie in der anderen gleichfalls in entsprechender Weise in Erscheinung treten. Die Untersuchungen von Sorokina (1912) haben ergeben, daß nach Isolierung der beiden Hälften eines Seeigelkeimes auf dem Zweizellenstadium die Mitosen in den

beiden nun getrennten Blastomeren nicht mehr gleichzeitig erfolgen. Ähnliches beobachtete Herbst (1912), als er die Unregelmäßigkeiten bei der Befruchtung der Seeigeleier beobachtete. Es kommt manchmal vor, daß eine Befruchtung der Seeigeleier auf dem Zweizellenstadium erfolgt, und zwar so, daß der Samen nur in eine Blastomere dringt — es enthält also nur die eine Zelle etwas vom männlichen Samen, während die andere nur mütterliche Geschlechtsprodukte enthält. In solchen Fällen fand Herbst, daß sich die erstere Blastomere rascher teilte. Gurwitsch (1911) untersuchte die Spermatogenese im Amphibienhoden und fand, daß nicht alle Zellteilungen gleichzeitig erfolgten, sowie daß auch die Anzahl der erfolgten Zellteilungen in verschiedenen Teilen des Hodens verschieden war.

Deutlicher als in diesem Falle, in welchen es sich nur um Zellteilungen handelt, kommt unser Problem zum Ausdruck, wenn es sich um die Metamorphose der Tiere handelt. Manche Tierarten schließen in einem bestimmten Zeitpunkte plötzlich ihre Entwicklungsstufe ab und schreiten zu einer neuen Entwicklungsstufe: diese Erscheinung wird ja bekanntermaßen als Metamorphose bezeichnet. Bei Amphibien sind von Born (1897) Verwachsungsversuche ausgeführt worden, die von Harrison (1898) fortgesetzt wurden. Beide beobachteten, daß die auf bevorstehende oder vollzogene Verwandlungen zu beziehenden Veränderungen aus Bruchstücken zusammengesetzter Froschlarven gleichzeitig in allen Teilen des Körpers erfolgten. In eingehenderer, analytischer Weise ist dieses Problem erst in neuester Zeit untersucht worden. Uhlenhuth (1912) transplantierte Augen von älteren Larven des Feuersalamanders in die Nackengegend ganz junger, erst vor kurzem dem Uterus des Weibchens entnommener Larven [XII, *e*]. Die anfängliche Degeneration des transplantierten Auges [XII, *c*] weicht bald einer Aufdifferenzierung [XII, *d*]. Das larvale Auge [XII, 2*a*] zeichnet sich vor dem verwandelten [XII, 2*b*] durch einen gelben Irisring aus. Uhlenhuth (1913) beobachtete nun, daß, wenn sich das Wirtstier verwandelte, wobei der gelbe Ring in seinen Augen verschwindet, derselbe gleichzeitig auch in dem transplantierten Auge verschwand [XII, *f*]. Hier kann es sich nicht um ein zufälliges Zusammentreffen der Metamorphose handeln, weil ja Wirtstier und Transplantat recht verschieden alt waren. Es handelt sich vielmehr um einen Einfluß des Gesamtorganismus auf das Transplantat. Genau das

Gegenstück hiezu zeigt sich, wenn man auf eine ältere Larve das Auge einer jungen Larve in die Nackengegend transplantiert [XII, *g*]. Dieses transplantierte Auge verliert gleichfalls den gelben Ring zur selben Zeit wie das Wirtstier [XII, *h*]. Nun gibt es allerdings einen Fall, in welchem diese Synchronie der Metamorphose nicht stattfindet, und zwar tritt dies dann ein, wenn auf eine junge Larve das Auge eines bereits kurz vor der Verwandlung stehenden Tieres transplantiert wird [XII, *i*]. In einem solchen Falle verliert das Transplantat zu der der Metamorphose seines Ursprungstieres („Spenders") entsprechenden Zeit den gelben Ring, obzwar das Wirtstier selbst diesen Ring noch in seinen Augen beibehält [XII, *k*]. Hier handelt es sich einfach um einen Grenzfall, in welchem das Transplantat bereits von seinem früheren Standorte her die Disposition zur Umwandlung mitbringt, die nun nicht mehr gehemmt werden kann.

Analog sind die in neuerer Zeit durchgeführten Kiementransplantationen von Kornfeld (1913, 1914) ausgefallen [XII, *l*—*n*]. Dabei zeigt es sich, daß zugleich mit der Rückbildung der Kiemen auch die transplantierte Kieme, selbst wenn sie einer anderen Altersstufe angehört hat, die Rückbildung vollzieht [XII, *o*]. Dieser Fall ist insoferne etwas von dem Uhlenhuthschen verschieden, als die transplantierten Kiemen eine Rückbildung erfahren und daß später die Kiemen ihre Kiemenfederchen nicht mehr vollständig zur Ausbildung bringen. Das hindert aber nicht, daß ebenso genau zur selben Zeit die vollkommene Resorption des Transplantates stattfindet und der normale Schwund der Kiemen an dem Wirtstiere vor sich geht.

Auf den ersten Blick mehr verschieden von diesen Versuchen, in Wirklichkeit aber vollkommen übereinstimmend sind die Versuche über Hauttransplantation. Weigl (1913) transplantierte von jungen Larven Hautstücke auf ältere Larven, und zwar auf solche, die sich schon kurz vor der Metamorphose befanden [XII, 2*p*]. Er beobachtete nun, daß die Hautstücke, obgleich sich das Wirtstier schon verwandelt hatte, unverwandelt blieben [XII, 2*q*] und erst einige Zeit nach der Metamorphose des Wirtstieres selbst metamorphosierten. Diese Verwandlung erfolgte aber früher, als es der Fall gewesen wäre, wenn das Hautstück auf seinem Ursprungsorte am Körper der jugendlichen Larve verblieben wäre. Es handelt sich hier einfach wieder um

einen Grenzfall. Weigl fand auch den bereits von Uhlenhuth festgestellten Fall bestätigt, daß, wenn auf eine jugendliche Larve ein Hautstück einer kurz vor der Metamorphose stehenden Larve transplantiert wird [XII, 2 *r*], die Metamorphose des Transplantates unabhängig von der Metamorphose des Wirtstieres eintritt. Dasselbe geschieht, wenn das Wirtstier unverhältnismäßig lange auf dem Larvenstadium verharrt [XII, 2 *s*]. Daß es sich in den Weiglschen Untersuchen tatsächlich um denselben Fall wie bei Uhlenhuth handelt, und daß dieser Fall tatsächlich ein Grenzfall ist, geht aus den verschiedenen heteroplatischen Transplantationen, die Weigl unternommen hat, hervor. Bei der Transplantation von Axolotlhaut auf Feuersalamander [XII, 2 *t*] gibt er selbst an, daß sich das Transplantat gleichzeitig mit der Metamorphose des Wirtstieres verwandelte [XII, 2 *u*].

In allerneuester Zeit macht H. Wachs*) darauf aufmerksam, daß die Regeneration der Amphibienlinse bei Transplantation auf ältere Amphibien rascher verläuft als man erwarten würde.

Es kann kein Zweifel bestehen, daß der Gesamtorganismus in irgend einer Weise auf die Transplantate bei der Metamorphose einen Einfluß ausübt, solange die Altersdifferenz der beiden Stücke nicht sehr stark verschieden ist, so daß keine Hemmung der Entwicklung beziehungsweise keine entsprechende Beschleunigung mehr erfolgen kann.

Es fragt sich nun, welches sind die Ursachen der Metamorphose? Daß diese nicht in einer bestimmten Zeit liegen können, geht schon aus den mitgeteilten Versuchen hervor. Untersuchungen zur Entscheidung dieser Frage sind wiederholt unternommen worden. So prüfte Loeb (1896) den Einfluß der Durchschneidung der Nervenbahnen, aber die Versuche fielen negativ aus. Die Verwandlung erfolgte in allen Teilen des Tieres — die Versuche wurden an Axolotl ausgeführt — auch in jenen, die ihrer nervösen Verbindung mit den Nervenzentren beraubt waren, gleichzeitig.

Es liegen ferner Angaben über die Beeinflussung der Eintrittszeit der Metamorphose vor. Babák (1895) entfernte das Gehirn bis zur Medulla oblongata bei Kaulquappen von Bufo

*) H. Wachs, Neue Versuche zur Wolffschen Linsenregeneration, Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIX, 384, **1914**.

und Rana esculenta und hemmte dadurch das Durchbrechen der Hinterbeine und die Resorption des Schwanzes, welche die Metamorphose mit sich bringt. Woltersdorff (1896) fand, daß verstümmelte Larven von Schwanzlurchen langsamer zur Metamorphose schritten als die unverletzten. Kammerer (1910) fand dies bestätigt, jedoch für Froschlarven gerade das Umgekehrte. Chauvin (1876) konnte beim Axolotl durch Wasserentzug den Eintritt der Metamorphose beschleunigen und Powers (1903) fand, daß die Entwicklung früher eintritt, wenn man die reichlich gefütterten Tiere plötzlich hungern läßt. Ähnliches fand Barfurth (1887) bei Froschlarven im vierbeinigen Stadium. Nach Brunk (1882), Knauer (1877) und Tornier (1907) zieht sich hingegen bei Froschlarven mit kleinen Hinterbeinen durch Hungern die Metamorphose hinaus.

Nun ist eine Reihe neuerer Beobachtungen zu erwähnen, die den Zusammenhang der Metamorphose mit innersekretorischen Vorgängen fast sichergestellt haben. Gudernatsch (1912*) führte Fütterungsversuche mit Kaulquappen von Rana temporaria und Rana esculenta aus und fand, daß Verfütterung von Schilddrüse eine Beschleunigung der Metamorphose bewirkt [XII 1*a*]. Im Gegensatz zur Schilddrüsensubstanz hat die Verfütterung von Thymusdrüse (welche das Wachstum bei Säugetieren fördert) die Metamorphose bei den Amphibien hinausgeschoben zugunsten des Wachstums [XII, 1*b*]. Die Tiere wurden immer größer und größer, kamen aber nicht zur Verwandlung. (Bei Verfütterung von Nebennieren wurden die Tiere albinotisch [XII, 1*e*], und bei Verfütterung von Leber bekamen sie eine dünklere Färbung mit grünlichem Stich [XII, 1*c*]. Als Kontrollen dienten mit Muskeln gefütterte Quappen [XII, 1*d*].) Leo Adler**) konnte an drei Larven von Rana temporaria, denen frühzeitig die Hypophyse entfernt worden war, ein Riesenwachstum, Hinausschieben der Metamorphose und Atrophie der Geschlechtsdrüsen konstatieren; dabei zeigte sich auch die Schilddrüse atrophiert. Besonders interessant ist der Befund von Laufberger (1913), daß Axolotl,

*) Neuerdings fortgesetzt: P. F. Gudernatsch, Feeding Experiments on Tadpoles. II. A Further Contribution of Organs with Internal Secretion. American Journal of Anatomy, XV, 431, **1914**.

) L. Adler, Metamorphosestudien an Batrachierlarven. I. Exstirpation endokriner Drüsen. A. Exstirpation der Hypophyse. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIX, 21, **1914.

die sich jahrelang neotenisch fortgepflanzt hatten, bei Fütterung mit Schilddrüsensubstanz sich verwandelten. Hiezu macht Babák (1913/14) die Bemerkung, daß möglicherweise auch operative Eingriffe im Bereiche des Gehirnes auf indirektem Wege, nämlich durch Affektion der Hypophyse und Verhinderung ihrer sekretorischen Tätigkeit wirken können. Es ist nicht zu verwundern, daß auch bei der Regeneration des Schwanzes von Kaulquappen nach Romeis (1913) diese Verfütterungen analoge Wirkung hatten. Die Thymusdrüsenverfütterung hatte die stärkste Regeneration, Verfütterung von Thyreoidea Hemmung der Schwanzregeneration nach anfänglicher Beschleunigung der Wachstumsgeschwindigkeit bewirkt.

Aus diesen Verhältnissen und Tatsachen können wir schließen, daß die Metamorphose abhängig vom Einfluß eines im Innern des Körpers gelegenen Faktors ist. Und zwar muß es sich um einen vom Körper des Tieres produzierten Stoff handeln, den man auch durch Einverleibung der betreffenden chemischen Substanzen durch den Mund ersetzen kann.

Bei den Insekten wurden den Versuchen von Born und Harrison analoge Versuche von Crampton (1897, 1898, 1899) an Schmetterlingspuppen gemacht. Transplantationsversuche ergaben gleichzeitige Verwandlung der Transplantate und des Wirtstieres. Interessant ist, daß, wenn man Männchen und Weibchen aufeinanderpflanzte, die Komponenten vollständig ihre sekundären Sexualcharaktere beibehalten hatten.

Nach Hankó (1912) bewirkte Fütterung mit Hypophysisextrakt eine Beschleunigung im Häutungstempo und damit auch in Wachstum und Regeneration der Wasserassel, Asellus aquaticus; Nowikoff (1908) sah eine Beförderung der Teilungen bei Paramaecium durch Schilddrüsen-, nicht aber durch Hypophysislösungen gegenüber sonstigen Eiweißlösungen.

Über die Verhinderung der Verpuppung bei Insektenlarven liegt eine Angabe von Dewitz (1901) vor, daß die Verpuppung von Fliegen, Lucilia caesar u. a., und Schmetterlingen, Pieris brassicae, durch Luftabschluß verhindert werden kann. Die Ichneumonide Microgaster glomeratus wurde durch Feuchtigkeit am Spinnen des Kokons gehindert.

Umgekehrt ist es Keller (1887) gelungen, durch Hungern die Verwandlung von Rebläusen in die Sexualform zu beschleunigen (vgl. auch den vorangegangenen Abschnitt). Křiženecký fand

neuestens*), daß bei Tenebrio molitor eine Beschleunigung der Metamorphose durch Hunger bewirkt werden kann, was Pictet (1904) bereits an Vanessiden beschreibt, jedoch Kellog und Bell (1904) für den Seidenspinner bestreiten. Majoli beobachtete bereits 1813, daß bei sehr hoher Temperatur die Raupen des Seidenspinners Flügel unter Auslassung des Puppenstadiums bekommen können. Wir müssen in Betracht ziehen, daß der Hunger auf die Entwicklung der inneren Organe und namentlich auf die Versorgung der Drüsen mit innerer Sekretion auf verschiedene Weise einzuwirken imstande sind. Es handelt sich eben darum, ob durch den Hunger jene Drüse betroffen wird, die für die rasche Verwandlung oder jene, die für das rasche Wachstum in Betracht kommt. Im Körper sind verschiedene Drüsen mit innerer Sekretion vorhanden, manche von ihnen sind zu gewissen Altersperioden stärker entwickelt, andere gehen im normalen Verlauf der Entwicklung zugrunde, so daß je nachdem die eine oder die andere Drüse durch den Hunger in Mitleidenschaft gezogen wird, diese oder jene Eigenschaft verhindert, verlangsamt oder unmöglich gemacht wird. Bezüglich des Sexualcharakters möchte ich hinweisen auf einige Versuche, die sich auf die vorzeitige Annahme sekundärer Geschlechtscharaktere beziehen. Wir haben gesehen, daß das Wachstum und die Metamorphose hinausgeschoben oder aber beschleunigt werden kann. Dasselbe gilt für die Geschlechtsentwicklung, und zwar stehen diese Verhältnisse mit der Pinealdrüse in Zusammenhang. Marburg hatte gefunden, daß die Pinealdrüse bei Individuen mit vorzeitiger Entwicklung der Geschlechtsorgane (Progenese) in der Regel entartet ist. Er stellt nun die Theorie auf, daß dies für die vorzeitige Entwicklung der Geschlechtscharaktere maßgebend ist, denn die Geschlechtsreife wird normalerweise durch die innere Sekretion der Pinealdrüse gehemmt. Foà (1912) hat an Hühnern diese Theorie experimentell geprüft und bestätigt gefunden (vgl. auch Exner-Bolse 1910, Sarteschi 1913). Nach Ceni (1912**) rufen bestimmte Veränderungen des Zentralnervensystems schwere Veränderungen in den Ovarien und Eiern von Säugetieren und Vögeln hervor; da aber Schiller (1912) durch somatische Brandwunden bei

*) Jar. Kríženecký, Über die beschleunigende Einwirkung des Hungerns auf die Metamorphose. Biologisches Zentralblatt, XXXIV, 46, **1914.**

) Neuerdings: C. Ceni, Die Genitalzentren bei Gehirnerschütterung. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIX, 46, **1914.

Kaulquappen und Fröschen ebenfalls Veränderungen der Keimzellen hervorrufen konnte, so erscheint der Einfluß der Nerven mehr als fraglich.

Auch bezüglich der Geschlechtsdrüsen sind Versuche angestellt worden, um zu entscheiden, ob der Gesamtorganismus auch auf den Reifezustand der transplantierten Drüsen einen Einfluß auszuüben vermag. Meyns (1912) hat gefunden, daß die Keimdrüsen jugendlicher Frösche, die in ältere Wirtstiere transplantiert werden, keine Beeinflussung seitens der Wirtstiere erfuhren, sondern sich normal entwickelten.

Ähnliche Versuche, von Meisenheimer (1911) und Kopeć (1913) bei Insekten ausgeführt, ergaben analoge Resultate.

Eine chemische Beeinflussung verschiedener Merkmale durch endokrine Drüsen (mit „innerer Sekretion“ *Claude-Bernard*) kann *a*) Größenzunahme, *b*) Sexualität und *c*) Entwicklungsstufe betreffen.

a) 1. Die Entfernung oder Schädigung gewisser nicht geschlechtlicher Drüsen, z. B. der Schilddrüse, stört die absoluten und relativen Größenverhältnisse der Wirbeltiere, welche demnach zum normalen Wachstum deren Reizstoffe („Hormone“ *Starling*) benötigen, die auch durch Fütterung wirksam einverleibt werden können.

b) 2. Die frühzeitige Entfernung oder Schädigung der Geschlechtsdrüsen (Kastration) führt zur Unterdrückung der besonderen sekundären Geschlechtscharaktere der Wirbeltiere („Asexuelle“ Art-Form *Tandler*), ist aber allein nicht imstande, Charaktere des entgegengesetzten (heterologen) Geschlechtes hervorzurufen.

3. Hingegen kann durch Einsetzung von heterologen Keimdrüsen in Kastrate der Wirbeltiere eine Entwicklung von Charakteren des heterologen Geschlechtes herbeigeführt werden („Feminierung“ und „Maskulierung“ *Steinach*).

4. Die primäre Bestimmung des Geschlechtes ist wahrscheinlich überall schon von der Eibildung oder der Besamung an durch geschlechtsbestimmende Vererbungsträger (? „Heterochromo-

somen" *Wilson*) gegeben, wobei freilich Beeinflussung des Geschlechtes auf dem Wege chemischer Veränderung solcher Anlagen nicht ausgeschlossen erscheint.

c) 5. Die Transplantation verschiedenalteriger Komponenten führt bei Wirbeltieren, von einigen Grenzfällen abgesehen, zur „synchronen" Metamorphose (*Uhlenhuth*) der beiden Komponenten, was ebenso wie Fütterungsversuche mit endokrinen Drüsen den Einfluß innerer Sekretion auf die Erreichung bestimmter Entwicklungsstadien nahelegt.

IX. Kapitel.

Immunität und Saisonanpassung (Chemoadaptation).

Wir haben nun noch kurz die Anpassung zu besprechen, welche auf chemischem Wege bei Tieren an verschiedene äußere Faktoren stattfindet.

1. Chemische Agentien.

Am naheliegendsten ist hier die Anpassung an den äußeren Chemismus der Umgebung. Es ist ja bekannt, daß fast alle Tiere, namentlich die Warmblütler, in hohem Grade fähig sind, auf Gifte in der Weise zu reagieren, daß sie mit der Zeit von Giften viel größere Dosen ertragen, wenn sie an kleinere Dosen derselben gewöhnt worden waren. Über die Art und Weise, wie dies zustandekommt, gehen die Ansichten und Meinungen auseinander.

Ich will aufs Geradewohl einige instruktive Beispiele herausgreifen und verweise im übrigen auf die Werke und Zeitschriften über Immunität (Literaturverzeichnis I. und II). Von Faust (1900) sind Versuche über die Anpassung von Hunden an Morphin angestellt worden. Er verleibte denselben regelmäßig durch längere Zeit Morphin ein und untersuchte, wieviel Morphin durch den Harn ausgeschieden wurde. Diese Menge betrug zunächst 30% des eingegebenen Morphins; im weiteren Verlaufe aber stieg die

nicht unverändert ausgeschiedene Menge auf 92 bis 96%. Es ist also das Morphin bis auf 4% vom Organismus zerstört worden. Es ist dies ein Beweis dafür, daß die Anpassung nicht etwa so geschieht, daß die Gewebe gegen Morphin unempfindlich werden, sondern die Anpassung kommt dadurch zustande, daß der Organismus mehr Gift zu zerstören vermag als vor der Gewöhnung.

Bei der Oxalsäure fand Faust, daß sie im Körper nicht zerstört, sondern quantitativ als solche ausgeschieden wurde; in Übereinstimmung damit konnte auch keine Gewöhnung an Oxalsäure erzielt werden.

In bezug auf den Ort, an welchem die Entgiftung stattfindet sind die Untersuchungen von Sano Torata (1907, 1908) wichtig, der fand, daß die verschiedenen Abschnitte des Gehirns, namentlich die graue Rinde, die Fähigkeit besitzen, Strychnin in der Weise zu entgiften, daß eine zu dem Extrakt der betreffenden Hirnteile zugefügte Strychninmenge nicht mehr imstande ist, in lebende Tiere injiziert, die Symptome der Strychninvergiftung auszulösen. Interessanterweise sind es gerade die motorischen Elemente des Gehirns und Rückenmarkes, die am stärksten entgiftend wirken; diese sind nun aber gerade jene, auf die das Strychnin seine spezifische Wirkung entfaltet.

Von Sachs (1908) sind Versuche am Kröten- und Spinnengift, von Camus und Gley (vgl. 1912) am Aalgift angestellt worden. Diese Versuche ergaben, daß jene Gifte, wenn sie dem Warmblüterorganismus einverleibt wurden, Hämolyse bewirkten, daß aber nach einiger Zeit Anpassung an diese Gifte eintrat. In diesem Falle ist die Wirkung keine direkte, indem der Tierkörper sogenannte Antikörper bilden muß, welche die Wirkung jener Gifte in spezifischer Weise unschädlich machen. Zur Erreichung der Immunität ist eine gewisse Zeitperiode notwendig, die nach der Einverleibung verstrichen sein muß.

Von Dungern (1903) sind zahlreiche Versuche angestellt worden, die die Latenzperiode, welche verstrichen sein muß, um die Immunität des Tieres gegen ein bestimmtes Gift herbeizuführen, zum Gegenstand der Untersuchung hatten. Diese Latenzperiode wird auch als anaphylaktische Periode bezeichnet, da in dieser Periode das Tier gewöhnlich gegen das Gift nicht allein nicht immun ist, sondern sogar von demselben viel weniger verträgt als vor der Injektion des Giftes, also eine Überempfindlichkeit gegen

dasselbe zeigt („negative“ Anpassungsphase). Als Beispiel führe ich die Beobachtungen von Dold und Rados (1913) an, welche bei tuberkulin-vorbehandelten Kaninchen, deren eines Auge durch Injektion von Krotonöl in einen Zustand stärkster Entzündung versetzt worden war, das andere Auge häufig als sensibilisiert gegenüber einem Reiz fanden, der von einem Auge unvorbehandelter Tiere reaktionslos vertragen wurde, nämlich die intralamelläre Injektion von 0·1 cm^3 einer Turbekulinverdünnung 1 : 1,000.000.

Auch bei den Einzelligen wurden zahlreiche Versuche über chemische Anpassung ausgeführt. So versuchte Massart (1889) Ciliaten an Kaliumnitrat, Hafkine (1890) auch an Schwefelsäure zu gewöhnen (Chilomonas, Paramaecium). Nach Davenport und Neal (1896) konnten Stentoren an steigende Grade von Salzsäure durch Vorbehandlung mit geringeren Dosen gewöhnt werden, doch wenn mit einer Lösung von 0·0001 $^0/_0$ begonnen wurde, zeigten sich die Infusorien nachher für höhere Dosen empfindlicher („negative Phase“). Daniel (1909) gewöhnte Stentor und Spirostomum durch Vorbehandlung mit 1$^0/_0$igem Äthylalkohol an höhere Dosen dieses Giftes und fand die Resistenz gegen andere Gifte dadurch herabgesetzt (vgl. auch Literatur in Pringsheim 1910). In bezug auf die uns allen bekannte, aber wohl systematisch nicht untersuchte Möglichkeit, durch allmähliche Gewöhnung an geringere Schlafzeiten die Widerstandsfähigkeit gegen das Einschlafen zu steigern, ist es interessant, darauf hinzuweisen, daß der Schlaf selbst als eine Art Vergiftung des Nervensystems durch die im Körper sich bildenden Ermüdungsgifte (Kaenotoxine) anzusehen ist. Die Injektion von Extrakten aus dem Nervensystem durch übermäßiges Wachen getöteter Hunde ließ andere Hunde sogleich einschlafen (Piéron 1912, 1913).

2. Feuchtigkeit.

Ich möchte jetzt übergehen zur Besprechung der Anpassung an Feuchtigkeit. Derartige Anpassungen sind weit verbreitet. Die schönen Versuche von Chauvin (1879) zeigten, daß die landlebende Salamandra atra, welche normalerweise kiemenlose, schon vollentwickelte Junge zur Welt bringt, an den dem Uterus entnommenen und im Wasser aufgezogenen Larven lange Kiemen ausbildet. Zahlreiche ähnliche Fälle wurden von Kammerer (1904,

1906) untersucht. Eigentliche Versuche über Anpassung an größere Feuchtigkeit durch vorhergegangene Gewöhnung an geringeren Grad habe ich in der Literatur nicht gefunden.

3. Dichte (Konzentration).

Über den Einfluß der Dichte und Konzentration des äußeren Mediums liegen viele Versuche über allmähliche Anpassung an steigenden Salzgehalt des umgebenden Mediums vor. So wurden von Yung (1885) Versuche an Kaulquappen unternommen, die allmählich an Seewasser gewöhnt wurden. Von Loeb (1913 *Konzentration*) sind solche Versuche an Fischen ausgeführt worden, und zwar versetzte er den Fisch Fundulus aus gewöhnlichem Seewasser in solches von stärkerer Konzentration. Wurden die Tiere sofort in $^{10}/_{8}$ Mol. Seewasserlösung gebracht, so gingen die Tiere zugrunde, während sie die Konzentration ganz gut vertrugen, wenn sie allmählich von Stufe zu Stufe fortschreitend in diese Konzentration gebracht wurden. Waren die Tiere einmal daran gewöhnt, so konnte man sie ohne Schaden plötzlich in dichtere und dünnere Seewasserlösungen setzen. Loeb fand ferner, daß derartige Fische auch an höhere Konzentrationen anderer Salzlösungen, wie Natriumsulfat und Natriumchlorid sich angepaßt zeigten, hingegen bei Vorbehandlung mit Natriumchlorid allein eine Gewöhnung an höhere Konzentrationen dieses Salzes ausblieb. Dies weist darauf hin, daß es sich wahrscheinlich nicht einfach um die Verhältnisse der Konzentration handelt, sondern auch eine spezifische Wirkung dieser Natriumverbindungen ins Spiel kommt. Loeb spricht die Vermutung aus, daß es sich um eine gerbende Wirkung gewisser Verbindungen auf die Zellen des Fisches handeln könnte, besonders da Kalziumchlorid in geringer Menge die nachherige Anpassung an Natriumchlorid mit sich brachte. Dies ist natürlich mit großer Vorsicht aufzunehmen, da bei anderen Anpassungen keine derartig spezifische Wirkung aufzutreten braucht.

Es liegen zahlreiche Versuche älteren Datums vor, die sich mit der langsamen Anpassung niederer Tiere an See- beziehungsweise Süßwasser beschäftigen. Beudant (1816) experimentierte mit Mollusken; Limnaea, Physa, Planorbis, Ancylus, Paludina gingen im Seewasser sofort zugrunde, konnten aber allmählich bis 4% Salzgehalt gewöhnt werden. Plateau (1871) gewöhnte die gewöhnliche Wasserassel an Seewasser, wobei sich zeigte,

daß die Anpassung in den nachfolgenden Generationen gesteigert werden konnte. Varigny (1888) suchte umgekehrt Seetiere aus vielen Klassen allmählich an geringere Konzentration zu gewöhnen. Gogorza (1891) fand, daß die Anpassung an den Salzgehalt bei verschiedenen Tieren leichter bei niedrigerer Temperatur als bei höherer vor sich geht. Bert (1883) sah an 1·2% Kochsalzlösung angepaßte Daphnia pulex in reinem Süßwasser sterben. Dernoschek (1911) beobachtete an Daphnien, welche mit niedrigeren Seewasserkonzentrationen vorbehandelt wurden, zunächst einen negative (anaphylaktische) Anpassungsphase, aus der in höhere Konzentration gebracht, die Tiere rascher starben als gleich vom Süßwasser in diese gebrachte Tiere; später aber trat ein positiver Erfolg der Anpassung ein. Je höher die Vorbehandlungskonzentration, um so stärker trat die negative Phase auf. Auch die Einzelligen lassen sich an verschiedene Konzentrationen des äußeren Mediums gewöhnen (Amoeba — Czerny 1869, Zuelzer 1907; Infusoria — Daniel 1908/09, Fabre-Domergue 1888, Henneguy 1890/91, Massart 1889).

4. Mechanische Agentien.

Der vierte äußere Faktor, den wir hier besprechen sollen, sind die mechanischen Agentien. Es sei darauf hingewiesen, daß die mechanische Beanspruchung auch eine Anpassung zur Folge hat und daß hier auch eine Analogie zu den Loebschen Versuchen besteht, da der einmal angepaßte Körper, auch wenn er unter Bedingungen gerät, unter welchen er nicht mehr die frühere starke mechanische Beanspruchung erfährt, seine Anpassung an dieselbe beibehält. Die Literatur und das chemische Mittel dieser mechanischen Anpassungen sind gelegentlich der „funktionellen Anpassung“ besprochen worden.

5. Schwerkraft.

Als fünften Faktor der äußeren Natur haben wir die Schwerkraft bezeichnet. In bezug auf die Anpassung an geänderte Schwerkraftsbedingungen möchte ich auf zwei Gruppen von Tieren hinweisen: auf die Schwebetiere und auf die Flugtiere. Die Schwebetiere oder das Plankton, das in bezug auf die Anpassung von Wolfgang Ostwald (1902, 1903) untersucht wurde, umfaßt Organismen, welche im Wasser schweben; damit dies

stattfinden kann, müssen bestimmte physikalische Bedingungen gegeben sein. Es muß das spezifische Gewicht dieser Tiere mit dem Formwiderstand, eventuell auch mit der Muskelkraft zusammenwirken, damit die Tiere sich an jener Stelle schwebend erhalten, an der sie ihre Nahrung finden. Ostwald hat nun untersucht, unter welchen Bedingungen dieses Schweben zustandekommt. Er fand, daß bei den Crustaceen die Größe des schwimmenden Körpers und die Form Änderungen erfährt, je nachdem das Wasser eine größere oder kleinere innere Reibung beziehungsweise eine Änderung seines spezifischen Gewichtes aufweist, was schon bei bloßen Änderungen der Temperatur der Fall ist. Leider sind die Arbeiten Ostwalds größtenteils theoretischer Natur. Es wäre sehr erwünscht, wenn dieses Problem nochmals aufgegriffen würde, und zwar unter besonderer Berücksichtigung des Punktes der Anpassung, denn Ostwald stützt sich namentlich auf ältere Versuche von Schmankewitsch.

Was die Flugtiere anlangt, so ist hier ein ähnliches Problem gegeben. Hier handelt es sich darum, ob das Tier imstande ist, direkt auf eine Änderung der Schwerkraftsbedingungen zu reagieren. Hier wären Versuche an Tieren anzustellen, die im Beginne der Flugtätigkeit stehen. Wir kennen eine Reihe von Tieren, die Flattertiere sind, d. h. sie lassen sich aus größeren Höhen herabfallen und entwickeln Hautlappen und Fortsätze, die einen großen Formwiderstand aufweisen. Es ist nun die Frage, ob derartige Tiere bei Veränderungen des Luftwiderstandes mit einer Veränderung jener Organe reagieren. Von Siedleczky (1912) wurden interessante Angaben über die Funktionen der blattartigen Anhänge bei mimetischen Formen der Insekten gemacht. Dieser Forscher hat darauf hingewiesen, daß das bekannte „Wandelnde Blatt" diese blattartigen Organe als Flugwerkzeuge benützt. Wird das „Wandelnde Blatt" beunruhigt, so streckt es sämtliche Beine von sich und läßt sich einfach vom Blatt zur Erde fallen. Infolge der flächenartigen Ausbildung der blattartigen Organe sinkt es langsamer, so daß es unbeschädigt am Boden anlangen kann. Dieses Verhalten könnte mit einer Anpassung an die Schwerkraft im Zusammenhange stehen. Es würde sich also nicht um eine mimetische Erscheinung, sondern um eine Konvergenzerscheinung zu andern Flatterern, auch pflanzlichen Windfrüchten und Blättern handeln, was mir plausibler erscheint als eine Mimikry.

6. Elektrizität.

Versuche über Anpassung an höhere Elektrizitätsmengen oder Intensitäten sind mir nicht bekannt, doch spricht die wie für eine Reihe anderer Reize auch für die elektrische Reizung mit der Anzahl der Reizungen abnehmende Reaktionsstärke (T. Kinoshita 1910, 1911) für solche Möglichkeit. Dabei wird die Summation einzeln unwirksamer Reize (Steinach 1908) immer weniger wirksam. Wie mir der bekannte Elektropathologe S. Jellinek mitteilt, wird die Möglichkeit durch langsames Ansteigenlassen des elektrischen Starkstromes größere Intensitäten auszuhalten für den Menschen als „Einschleichen in den elektrischen Strom“ bezeichnet.

7. Licht.

Wir kommen nun zur Besprechung des siebenten äußeren Faktors, des Lichtes. Die Anpassung der Tiere in dieser Richtung, soweit sie den Farbwechsel betrifft, hatten wir schon früher behandelt, und ich möchte an dieser Stelle nur einige Worte verlieren über die Erzeugung von Licht durch Tiere. Die Lichterzeugung bei Tieren ist als eine vollzogene Anpassung an Lichtabwesenheit anzusehen, deren Entstehung uns freilich noch rätselhaft bleibt und von der wir nichts über die Rolle der Gewöhnung bei der Erwerbung der Leuchtapparate wissen. Diese Lichterzeugung selbst ist ein Oxydationsvorgang, wie die Untersuchungen Steinachs (1908, I., S. 285) an Leuchtkäfern ergeben haben (vgl. auch Castle und Mc. Dermott 1910/11).

8. Wärme.

Wir kommen nun zum letzten Punkte, nämlich zur Anpassung an die Wärme, die ich etwas ausführlicher besprechen möchte. Betrachten wir zunächst die langsame Anpassung von Tieren an höhere Temperaturen, so sind hier die Versuche von Davenport und Castle (1896) an einer Kröte, Bufo lentiginosus, zu erwähnen. Wurden die Kaulquappen dieser Kröte bei 15° C gezüchtet, so waren sie nur imstande, Temperaturen bis zu 40° C auszuhalten. Waren die Kaulquappen aber 28 Tage bei 25° C gehalten worden, so konnten sie noch eine Hitze von 43·5° C aushalten, ohne daß Hitzestarre eintrat. Auch als diese bei 25° C gezüchteten Tiere später 17 Tage hindurch bei niedrigerer Temperatur gehalten wurden, ging diese Anpassung nicht vollständig verloren, sondern die Hitzestarre trat erst bei

41·6° C auf. Es zeigte sich, daß namentlich die Imbibitionsfähigkeit bei verschiedener Temperatur geändert worden war. Bei höherer Temperatur wiesen Kaulquappen, die von niederer in höhere gebracht wurden, eine größere Imbibition auf als solche, die gleich von vornherein bei dieser Temperatur gehalten worden waren (Bufo americana, Rana sylvestris, Amblystoma punctatum — Galloway 1900).

Von Loeb und Wasteneys (1912) sind Versuche an Fundulus ausgeführt worden. Sie fanden, daß Fische, die 30 Stunden bei 27° C gehalten worden sind, noch bei einer Temperatur von 35° C am Leben blieben, während normale Fische bei dieser Temperatur sofort zugrunde gingen. Diese Immunität bleibt erhalten, auch wenn die Tiere nachher längere Zeit bei tieferer Temperatur gehalten worden waren. Die Immunisierung, die notwendig ist, um Fische gegen 39° C resistent zu machen, muß gar nicht in fortlaufender Haltung bei erhöhter Temperatur bestehen; man braucht den Fisch nur abwechselnd in höhere Temperaturen zu bringen und erhält in gleicher Zeit die Immunität gegen Hitze.

Transehe (1913) stellte systematische Anpassungsversuche mit Daphnia magna bei einer Vorbehandlungstemperatur von 30° C an. Schon nach der ersten Stunde ergab sich die Erwerbung einer größeren Resistenz gegen 38° C, im Mittel das Doppelte der Lebensdauer nicht vorbehandelter Individuen bei dieser Hitze. Eine negative Phase, wie man sie nach Dernoscheks Versuchen über die Salzwasseranpassung bei derselben Spezies hätte erwarten können, kam nicht zur Beobachtung; dagegen hatte Weismann (1876—1879) nur eine Herabsetzung der Resistenz gegen Temperaturerhöhung durch Vorbehandlung mit weniger erhöhten Temperaturen erhalten; es sind also offenbar die besonderen Versuchsbedingungen an dieser Verschiedenheit schuld.

Das für Paramaecium geltende Temperaturoptimum von 24 bis 28° C konnte durch Haltung dieser Infusorien in 36 bis 38° C auf 30 bis 32° C verschoben werden (Mendelssohn 1902).

Sehr merkwürdig sind die älteren Angaben von Dallinger (1880) über Flagellaten, Tetramitus rostratus, T. Drysdali und Monas Dallingeri, die dieser Forscher auf 70° C angepaßt haben will. Er fand weiters, daß er bei jeder Temperatur erst dann wieder mit einer Steigerung einsetzen konnte, bis die sich

bildenden Vakuolen verschwanden. Das Auftreten der Vakuolen bedeutet nämlich, daß das Protoplasma seinen Wassergehalt geändert und Wasser abgegeben hat. Wir wissen aber vom Eiweiß, daß je mehr es vom Wasser abgibt, bei einer um so höheren Temperatur seine Koagulation erfolgt. Auf analoge Weise können wir uns die Anpassung an höhere Temperatur dadurch zustandekommen denken, daß das Protoplasma wasserärmer wird.

Diese Beziehung der äußeren Faktoren führt zur Besprechung jener Veränderungen, die als Anpassung an das äußere Klima charakterisiert erscheinen, dessen hervortretendster Zug der Temperaturwechsel ist. Sehr interessant sind die Anpassungen an das äußere Klima in bezug auf die Fortpflanzungsart. Von Giard (1905) ist mit den Namen „Poecilogonie" die Eigenschaft gewisser Tiere bezeichnet worden, bald ovipar bald vivipar zu sein, also bald Eier zu legen, bald wieder lebende Junge zur Welt zu bringen. Die Ursache, warum die Tiere in dem einen Fall Eier legen, in dem andern Fall lebendgebärend sind, ist einer experimentellen Untersuchung zugänglich; und in den Untersuchungen Kammerers (1907) hat sich nun ergeben, daß dabei namentlich die Temperatur von Einfluß ist. Hohe Temperaturen fördern die Ablage von Eiern, niedere hingegen begünstigen das Gebären lebender Jungen (vgl. Exp.-Zool., 3. Bd., Phylogenese, Kap. VI).

Salamandra maculosa legt bei höherer Temperatur Eier, während in normaler Larven geboren werden, in tiefer sogar fast verwandelte Tiere zur Welt kommen können. Ebenso konnte die lebendgebärende Eidechse Lacerta vivipara gezwungen werden, Eier zu legen, wenn man sie bei erhöhter Temperatur hielt.

Der Grottenolm ist unter den Verhältnissen seines natürlichen, kühlen Grottenaufenthaltes vivipar, im warmen Zimmer wird er ovipar (Kammerer 1912).

Im Zusammenhange mit diesem Problem der Anpassung der Tiere an niedere Temperaturen durch Viviparität, an höhere durch Oviparität steht das Problem der Anzahl der geborenen Jungen. Kammerer (1904) fand, daß bei Salamandra maculosa eine große Anzahl von Jungen geboren wird, wenn diese als kiementragende Larven, hingegen eine viel geringere Zahl, wenn die Jungen als Vollmolche zur Welt kommen. Kammerer fand auch, daß im ersteren Falle die Größe der Jungen viel geringer ist als im letzteren.

Auch bei den Säugetieren pflegen Junge aus kleinen Würfen schwerer zu sein als solche aus großen (z. B. Meerschweinchen — Read 1913).

Die Beziehung zwischen Anzahl der Jungen und deren Größe kommt auch sonst noch zum Ausdruck, und zwar scheint es, daß es sich in diesen Fällen um eine Erscheinung des Nahrungszuflusses handle. Kreidl und Neumann (1911) zeigten, daß bei Säugern die größten Früchte in den günstigst gelegenen Partien des Uterus liegen.

Das Problem der Größe der Nachkommen ist aber noch in anderer Art bestimmt, indem bei Tieren, die noch nach der Geschlechtsreife fortwachsen, die Größe der Jungen zunimmt mit der Zunahme des Alters der Mutter, wie seit langem für Vögel und Säugetiere bekannt ist. Von Halban (1910) ist dieses Verhältnis bei mehreren niederen Wirbeltieren, nämlich Perca fluviatilis, Salamandra maculosa, Salamandra atra, Rana esculenta, Rana temporaria, Emys orbicularis, Clemmys caspica, Testudo graeca, untersucht worden und es stellte sich heraus, daß die nachfolgenden Gelege größere und zahlreichere Individuen aufweisen als die ersten. Die zunehmende Größe der Jungen mit dem Alter der Mutter wurde auch an Daphniden beobachtet (Papanicolau 1910; Simocephalus vetulus — Agar 1913*). Hingegen fehlt diese Zunahme, wenn die Mutter nach erlangter Geschlechtsreife nicht mehr weiterwächst (Sphodromantis bioculata — Przibram und Walther **1914****).

Ich möchte noch auf einen anderen Fall der Poecilogonie hinweisen. Conte (1900, 1902) zog Rhabditis auf Mehlkleister und Kartoffeln auf und fand, daß sie sich als vivipar erwiesen. Bei besserer Ernährung, wie in Peptonkulturen, trat Oviparität auf. Dies ist eine exquisite Anpassungserscheinung, deren eigentliche Ursachen uns aber noch ziemlich unbekannt sind. Ferner fand E. Schultz (1907), daß die Geschlechtsprodukte unter ungünstigen Bedingungen im allgemeinen früher auftreten, z. B. an den zum Hungern verurteilten Clavellinen.

---

*) Auch neuerdings: W. E. Agar, Parthenogenetic and Sexual Reproduction in Simocephalus vetulus and other Cladocera. Journal of Genetics, III, 179, **1914**.

) H. Przibram und A. Walther, Keine Größenzunahme der frischgeschlüpften Sphodromantis mit dem Alter der Mutter. Akademischer Anzeiger Wien, Nr. VIII, **1914. — Archiv für Entwicklungsmechanik, **1914**.

Dies führt uns über zur Frage, was bedeutet die bisexuelle Fortpflanzung überhaupt? Von Weismann (1892) ist die Theorie aufgestellt worden, daß die bisexuelle Fortpflanzung eine Anpassung sei, um Variationen zu erzeugen, die dann eine günstige Basis abgeben sollen für die Einwirkung der Selektion. Durch die bisexuelle Fortpflanzung wird angeblich die Variabilität erhöht. Wie vielen der Weismannschen Aufstellungen fehlt auch dieser Hypothese die experimentelle Grundlage. Weismann selbst schon fand, daß parthenogenetisch sich fortpflanzende Tiere eine ebenso große Variabilität aufwiesen als die bisexuellen (Cypris — 1892). Dasselbe wurde von zahlreichen anderen Forschern (Daphnia — Warren 1899, 1902; Aphidae — Kellogg 1906, Myzus cerasi — Ewing **1914***) bestätigt. Kelly (1913) fand, daß die parthenogenetisch entstandenen Fühlervariationen der Blattlaus Aphis rumicis keine Wirkung auf die Nachkommen hinterlassen, während bei den geschlechtlichen es sich um erbliche Variationen handeln könnte. Es ist aber letzteres auch noch nicht nachgewiesen. In bezug auf die Drohnen liegen Untersuchungen von Casteel und Phillips (1903), Lutz (1904), Kellogg (1904, 1906) u. a. vor, daß die Variabilität der Drohnen größer ist als jene der Arbeitsbienen (zumindest nicht geringer). Aber hier möchte ich darauf hinweisen, daß dieser Betrachtungsweise ein Fehler zugrunde liegt. Wenn wir die Königin betrachten, so werden ihre Keimprodukte eine Variabilität aufweisen, die wir mit *a* bezeichnen wollen. Die entsprechende in den männlichen Keimprodukten der Drohnen sei mit *b* bezeichnet. Diese Variabilität *b* schreibt sich nun freilich her von den Keimprodukten des früheren Weibchens allein. Was in dem Soma der Drohnen zum Ausdruck kommt ist aber die Variabilität in dem vorhergegangenen Weibchen, die aber ihrerseits wieder von der Variabilität des Männchens und Weibchens, welche das Elternpaar dieser Königin bildeten, abhängt. Die Drohne ist ja kein Organismus, der sich parthenogenetisch fortpflanzt. Warum ist aber die Variabilität der Drohne größer als die der Arbeitsbienen? Das kommt daher, weil gerade die Drohnen die Extreme der Varianten rein zum Ausdrucke bringen können, während die Kombination zweier Merkmalsgrade in den

*) H. E. Ewing, Pure Line Inheritance and Parthenogenesis. Biological Bulletin, XXVI, 25, **1914**.

weiblichen Bienen stets eine Regression zum Mittel hervorrufen wird, da ja die Dominanz namentlich bei Größen- und Zahlvariationen nicht so sehr zum Ausdruck kommt.

Die Schaffung neuer Kombinationen wird übrigens durch geschlechtliche Selektion ähnlicher Individuen bei der Gattensuche eingeschränkt sein können (vgl. Homo — Harris 1912; Paramaecium — Jennings 1911, Jennings and Lashley 1913).

Ein sicherer Vorteil der geschlechtlichen Vermehrung ist die durch die Kreuzung zweier Individuen hervorgerufene höhere Lebenskraft der Nachkommen (Hydatina — Whitney 1912, vgl. auch Exp.-Zool., 3. Bd., Phylogenese, Kap. III). Exkonjuganten von ingezogenen Infusorien vermochten übrigens nicht sich weiter zu vermehren (Stylonichia — Baitsell 1911, 1912), es wäre also offenbar nicht die Konjugation selbst, sondern der verschiedene Ursprung der Eltern, welche die Fruchtbarkeit erhöht. Jennings (1913) bestreitet auch dies für Paramaecium, und will hier erhöhte Variabilität als Folge der Konjugation beobachtet haben (vgl. auch Calkins 1913). Konjugation erfolgt in der Regel bei beginnendem Hunger nach reichlicher Ernährung (Paramaecium — Jennings 1910). Nach Calkins (1902, 1904) kann die Lebensfähigkeit einer Paramaecienkultur über 6 Monate nur erhalten werden, falls ein Stimulus zu neuer Reproduktion führt, wogegen Enriques (1903, 1905, 1906, 1908) bei Vermeidung von Bakterien seine Infusorien unbegrenzt lange sich fortpflanzen sah, womit Woodruff (1908 bis 1913) und Baitsell (W. und B. 1911, vgl. auch **1914** *)) übereinstimmen; ja die an alte Kulturflüssigkeit gewohnten Paramaecien konnten in frischer nicht gedeihen (Woodruff 1911 *Adaptation*).

Eine Anpassung der Tiere an chemische Agentien sowie an alle anderen Faktoren der äußeren Natur, welche schädigend einzuwirken vermögen, kommt nach Einwirkung geringerer Grade des schädigenden Faktors („Vorbehandlung") durch eine Änderung des tierischen Chemismus zustande („Immunisierung").

*) Baitsell, G. A., Experiments on the reproduction of the hypotrichous Infusoria. II. A. Study of the so called life cycle in Oxytricha fallax and Pleurotricha lanceolata. Journal of Experimental Zoology, XVI, 211, **1914**.

Literatur.

(Theoretische Schriften allgemeiner Natur sind nicht aufgenommen worden.)

I. Neuere Handbücher über Funktion und Sexualität, welche Versuche berücksichtigen.

IX, 1. **Abderhalden Emil,** Abwehrfermente, 4. Auflage. Berlin, Springer. **1914.**
[Zusammenfassende Behandlung der chemischen Seite der Immunität im engern Sinne nach den Arbeiten des Verfassers und seiner Mitarbeiter.]

VII. **Baglioni S.,** Die niederen Sinne. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, IV, Bogen 31—39; 520. **1912.**

VIII. **Biedermann W.,** Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. II. **1910—1913.**

VIII. **Biedl Artur,** Innere Sekretion, ihre physiologischen Grundlagen und ihre Bedeutung für die Pathologie. Wien, Urban u. Schwarzenberg, 2. Auflage, Teil I und II. **1913.**
[Behandelt die Wirbeltiere. Illustriert. Reiche Literatur.]

VIII, 4. **Caullery Maurice,** Les Problèmes de la Sexualité. Paris, Flammarion. **1913.**
[Kurze Zusammenfassung der Sexualitätsprobleme. Illustriert.]

I—III. **Dahl Friedrich,** Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere unter besonderer Berücksichtigung der Lebensweise. I. Teil: Die Beziehungen des Körperbaues und der Farben zur Umgebung. Jena, Fischer. **1913.**

I—III. **Fuchs R. F.,** Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, III/1. (8. Lieferung.) 1189. **1913.**

VIII, 1. **Harms W.,** Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen und deren Beziehung zum Gesamtorganismus. Jena, Fischer. **1914.**

I—III. **Hering Ewald,** Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. Handbuch der Augenheilkunde, 1. Teil, XII. Kapitel. Zeipzig, Engelmann, Lieferung 1, 1905; Lieferung 2, 1907; Lieferung 3. **1911.**
[Mensch. Illustriert.]

VII. **Jordan H.,** Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. Erster Band: Die Ernährung. Jena, Fischer. **1913.**

V. **Loeb Jacques**, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie. Leipzig, A. Barth. **1899.**
[Vertritt die „Segmentaltheorie“ der nervösen Zentren und Lokalisationen.]

VIII, 4. **Morgan Thomas Hunt**, Heredity and Sex. New York, Columbia University Press. **1913.**
[Zusammenfassung der Sexualitätsprobleme. Illustriert.]

I—III. **Neuberg Carl**, Beziehungen des Lebens zum Licht. Berlin, Allgemeine medizinische Verlagsanstalt. **1913.**
[Vortrag, mit Literatur; wenig vollständig.]

VIII, 2. **Parhon** und **Goldstein**, Les secrétions internes. Paris. **1909.**

IX. **Pringsheim Hans**, Die Variabilität niederer Organismen. Berlin, Springer. **1910.**
[Nicht illustriert; Literatur.]

IX, 1. **Rosenthal Werner**, Tierische Immunität. Die Wissenschaft, LIII. Braunschweig, Vieweg. **1914.**
[Zusammenfassung der physiologischen Seite der Immunität im engeren Sinne.]

I. **Schultz Eugen**, Prinzipien der rationellen vergleichenden Embryologie. Leipzig, Engelmann. **1910.**
[Literatur über Fortpflanzungsarten.]

I—III. **Šečerov Slavko**, Licht, Farbe und die Pigmente. Roux' Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik, XVIII. Leipzig und Berlin, Engelmann. **1913.**
[Enthält eigene Theorien des Verfassers.]

II. Periodische Referate.

(Vgl. auch die in den früheren Bänden der Experimentalzoologie angegebenen Zeitschriften und Referate.)

VIII, 2. **Bayliss W. M.**, und **Starling E. H.**, Die chemische Koordination der Funktionen des Körpers. Asher-Spiros Ergebnisse der Physiologie, V, 664. **1906.**

III. **Fürth O. v.**, Physiologische und chemische Untersuchungen über melanotische Pigmente. Zentralblatt für allgemeine Pathologie und pathologische Anatomie, XV, 617. **1904.**

— — (Melanine in:) Tierische Farbstoffe. Oppenheimers Handbuch der Biochemie, I, 743. **1908.**

Fürth O. v., **Piper H.** und **Schwarz C.**, Zentralblatt für Physiologie. Leipzig und Wien. Mit Beiblatt: „Bibliographia physiologica“ (seit **1914**; früher **v. Fürth** und **Kreidl**).

VIII, 4. **Hofstätter R.**, Unser Wissen über die sekundären Geschlechtscharaktere. Zentralblatt für die Grenzgebiete der Medizin und Chirurgie, XVI, 37. **1913.**

VIII, 4. **Kammerer Paul**, Ursprung der Geschlechtsunterschiede. Fortschritte der naturwissenschaftlichen Forschung, V. **1912.**

Krall Karl, Tierseele. Zeitschrift für vergleichende Seelenkunde. Bonn, Emil Eisele (jährlich 1 Band). ab **1913**

IV. **Rothfeld J.**, Die Physiologie des Bogengangapparates. Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte, 85. Versammlung, Wien, 21.—28. September 1913. I. Leipzig, Vogel, 269. **1913.**

I—III. **Rynberk G. van**, Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sogenannte chromatische Hautfunktion). Asher-Spiro, Ergebnisse der Physiologie, V, 347. **1906.**

VIII, 4. **Schleip W.**, Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreiche. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, III. **1912.**

III. Originalabhandlungen.

(Die vor den Namen stehenden römischen Ziffern beziehen sich auf die Kapitel vorliegenden Bandes, die arabischen auf eventuelle Abschnitte derselben.)

VIII, 5. **AdlerLeo**, Metamorphosestudien an Batrachierlarven. I. Exstirpation endokriner Drüsen. A. Exstirpation der Hypophyse. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIX (1. Heft), 21. **1914.**

IX, **Agar W. E.**, Transmission of Environmental Effects from Parent to Offspring in Simocephalus vetulus. Philosophical Transactions Royal Society London, B, 203. **1913.**

IX. — — Parthenogenetic and Sexual Reproduction in Simocephalus vetulus and other Cladocera. Journal of Genetics, III (Nr. 3), 179. **1914.**

VIII, 4. **Alexander**, nach **Kammerer**, Litverz. I.

VIII, 2. **Athanasow**, Recherches histologiques sur l'atrophie de la prostate consécutive á l'injection sclerogène epididymaire. Thèse de Nancy. **1898.**

VII. **Babák Ewald**, Über den Einfluß der Nahrung auf die Länge des Darmkanals. Biologisches Zentralblatt, XXIII, 477. **1903.**

VI. — — Über die morphogenetische Reaktion des Darmkanals der Froschlarve auf Muskelproteine verschiedener Tierklassen. Hofmeisters Beiträge zur chemischen Physiologie und Pathologie, VII, 323. **1905.**

VIII, 5. — — Über die Beziehung des zentralen Nervensystems zu den Gestaltungsvorgängen der Metamorphose des Frosches. Pflügers Archiv, CIX, 77. **1905.**

VI. — — Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXI, 611. **1906.**

VI. — — (Mitwirkung: **R. Vinař**), Über die Ontogenie des Atemzentrums der Anuren und seine automatische Tätigkeit. Pflügers Archiv, CXXVII, 481. **1909.**

VII. — — Über die Oberflächenentwicklung bei Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit, I. Biologisches Zentralblatt, XXX, 225. **1910.**

— — II. Daselbst, 257. **1910.**

II. — — Zur chromatischen Hautfunktion der *Amphibien.* Pflügers Archiv, CXXXI, 87. **1910.**

II. **Babák Ewald,** Über das Lebensgeschehen in den belichteten und verdunkelten Netzhäuten, auf Grund von Versuchen über die *chromatische* Hautfunktion der Amphibien. Zeitschrift für Sinnesphysiologie (Ewald), XLIV, 293. **1910.**

VI. — — Untersuchungen über die Atemzentrentätigkeit bei den Insekten. I. Über die Physiologie der Atemzentren von Dytiscus, mit Bemerkungen über die Ventilation des Tracheensystems. Pflügers Archiv, CXLVII, 349. **1912.**

VIII, 5. — — Einige Gedanken über die Beziehung der Metamorphose bei den Amphibien zur inneren Sekretion. Zentralblatt für Physiologie, XXVII, 536. **1913/14.**

VI. **Babák Edward** und **B. Dedĕk,** Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Süßwasserfischen. Pflügers Archiv, CXIX, 483. **1907.**

VI. **Babák Edward** und **M. Kühnová,** Über den Atemrhythmus und die Ontogenie der Atembewegungen bei den Urodelen. Pfügers Archiv, CXXX, 443. **1909.**

VI. **Babák Edward** und **J. Roček,** Über die Temperaturkoeffizienten des Atemrhythmus bei reicher und bei ungenügender Versorgung des Atemzentrums mit Sauerstoff. Pflügers Archiv, CXXX, 477. **1909.**

IX. **Baitsell G. Alfred,** Conjugation of closely related individuals of Stylonichia. Proceedings Society Experimental Biology and Medecine, New York, VIII, 122. **1911.**

IX. — — Experiments on the reproduction of the hypotrichous Infusoria. I. Conjugation between closely related individuals of Stylonicha pustulata. Journal of Experimental Zoology, XIII, 47. **1912.**

IX. — — Experiments on the reproduction of the hypotrichous Infusoria. II. A study of the socalled life cycle in Oxytricha fallax and Pleurotricha lanceolata. Journal of Experimental Zoology, XVI, 211. **1914.**

VII. **Balbiani E. G.,** Note sur les antennes servant aux Insectes pour la recherche des sexes. Annales de la Société entomologique de la France (4), VI. [Bulletin.] **1866.**

VIII, 4. **Baltzer F.,** Die Bestimmung des Geschlechtes nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, XXII, 1. **1914.**

IV. **Barber M. E.,** Transactions Entomological Society of London, 519. **1874.**

VIII, 5. **Barfurth D.,** Versuche über die Verwandlung der Froschlarven. Archiv für mikroskopische Anatomie, XXIX, 1. **1887.**

VII. **Barrows William Morton,** The Reactions of the Pomace Fly, Drosophila Ampelophila Loew, to Odorous Substances. Journal of Experimental Zoology, IV, 515. **1907.**

VIII, 1. **Basch K.,** Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Thymus. Jahrbücher für Kinderheilkunde, LXIV. **1906.**

VIII, 2. — — Über experimentelle Auslösung der Milchabsonderung. Monatsschrift für Kinderheilkunde, VIII, Nr. 9, Dezember. **1909.**

VIII, 4. **Basile C.**, Influenza della lecitina sulla determinazione del sesso e sui caratteri Mendeliani. Accademia Lincei, I, Nr. 10. **1908.**

II. **Bateson W.**, Notes on the Senses and Habits of Some Crustacea. Journal Marine Biological Association, 1, 211. **1889.**

VIII, 4. **Bateson W.** und **R. C. Punnett**, The Inheritance of the peculiar Pigmentation of the Silky Fowl. Journal of Genetics, 1, 186. **1911.**

II. **Bauer Viktor**, Über einen objektiven Nachweis des Simultankontraktes bei Tieren. Physiologisches Zentralblatt, XIX, 453. **1905.**

IV. **Baunacke W.**, Statische Organe bei den Nepiden. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie, XXXIV. **1912.**

VIII, 1. **Bayliss W. M.** und **Starling E. H.**, The mechanism of pancreatic secretion. Journal of Physiology, XXVIII, 325. **1902.**
Journal of Physiology, XXIX. **1903.**

VIII, 1. — — Die chemische Koordination der Funktionen des Körpers. Asher-Spiros Ergebnisse der Physiologie, V, 664. **1906.**

VIII, 2. **Berger Kurt**, Beiträge zur Frage der Kastration und deren Folgezustände. Inaug.-Dissertation, Greifswald. **1901.**

VIII, 4. **Berlepsch, Baron von**, Apistische Briefe. Eichstädter Bienenzeitung. **1853 und 1854.**

VIII, 4. — — 76. **1855.** — — 6. **1856.**

IV. **Bernoulli**, Zur Frage des Hörvermögens der Fische. Pflügers Archiv, CXXXIV. **1910.**

IX, 3. **Bert Paul**, Sur la cause de la mort des animaux d'eau douce qu'on plonge dans l'eau de mer et réciproquement. Comptes Rendus Académie Paris, XCVII, 133. **1883.**

VIII, 2. **Berthold**, Transplantation der Hoden. Archiv für Anatomie und Physiologie, Physiologische Abteilung, 42. **1849.**

IX, 3. **Beudant F. S.**, Mémorie sur la possibilité de faire vivre des Mollusques Fluviatiles dans les eaux salines. Journal de Physique, LXXXIII, 268. **1816.**

VII. **Bethe Albrecht**, Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie, LXX. **1898.**

VIII, 4. **Biedl A.** und **Königstein R.**, Untersuchungen über das Brustdrüsenhormon der Gravidität. Zeitschrift für experimentelle Pathologie, VIII, Heft 2. **1910.**

I. **Bingham, Harold C.**, Size and Form perception in Gallus domesticus. Journal of animal Behavior, III, 65. **1912.**

VIII, 1. **Bircher E.**, Zur experimentellen Erzeugung der Struma, zugleich ein Beitrag zu deren Histogenese. Zeitschrift für Chirurgie, CIII, 276. **1910.**

VIII, 1. — — Weitere Beiträge zur experimentellen Erzeugung des Kropfes. Zeitschrift für experimentelle Pathologie, IX. **1911.**

VIII, 1. — — Weitere histologische Befunde bei durch Wasser erzeugten Rattenstrumen und Kropfherzen. Zeitschrift für Chirurgie, CXII, (Hef 4—6). **1911.**

VIII, 4. **Born G.**, Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Breslauer ärztliche Zeitschrift, Nr. 3 und 4. **1881.**

VIII, 5. **Born G.**, Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Archiv für Entwicklungsmechanik, IV, 349, 517. **1897.**

VIII, 2. **Bouin P.** und **Ancel P.**, La glande interstitielle a seul, dans le testicule, une action générale sur l'organisme. — L'infantilisme et la glande interstitielle du testicule. — Comptes rendus Academie Sciences Paris, Jänner **1904.**

VIII, 2. — — Recherches sur la signification physiologique de la glande interstitielle du testicule chez les mammifères. Journal Physiologie et Pathologie générale, VI. **1904.**

VIII, 2. — — Sur l'Effet des Injections de l'Extrait de glande interstitielle du Testicule sur la Croissance. Comptes rendus Société Biologie Paris, LXI. **1906.**

VIII, 4. **Boveri Theodor**, Über das Verhalten der Geschlechtschromosen bei Hermaphroditismus, Verhandlungen der Physikalisch-medizinischen Gesellschaft, Würzburg, XLI. **1911.**

VI. **Brandes G.**, Über den vermeintlichen Einfluß veränderter Ernährung auf die Struktur des Vogelmagens. Biologisches Zentralblatt, XVI, 838. **1896.**

III. **Brauer August**, Die Tiefseefische. Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition „Valdivia". II. Anatomischer Teil, XV, 2. Lieferung. Jena, Fischer. **1908.**

VIII, 2. **Bresca Giovanni**, Experimentelle Untersuchungen über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXIX, 403. **1910.**

VIII, 4. **Bresslau Ernst**, Der Samenblasengang der Bienenkönigin. (Studien über den Geschlechtsapparat und die Fortpflanzung der Bienen I.) Zoologischer Anzeiger, XXIX, 299. **1905.**

VIII, 4. — — II. Die Dickelschen Bienenexperimente. Zoologischer Anzeiger, XXXII, 722. **1908.**

II. **Brücke Ernst**, Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikadischen Chamäleons. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften, 4. Dezember **1851** und 2. Februar **1852.**

— — (Ostwalds Klassiker der exakten Naturwissenschaften, Nr. 43, ed. M. v. Frey. **1893**).

VIII, 5. **Brunk Albert**, Ein neuer Fall von Entwicklungshemmung bei der Geburtshelferkröte. Zoologischer Anzeiger, V, 92. **1882.**

VIII, 2. **Bucura K. J.**, Beiträge zur innern Funktion des weiblichen Genitales. Zeitschrift für Heilkunde, XXVIII. **1907.**

VII, **Bugnion W.**, Le système nerveux et les organes sensoriels du Fulgora maculata. Journal de Psychologie et Neurologie, XIII, 326. **1908.**

IX. **Calkins G. N.**, Studies on the Life History of Protozoa, I. Life Cycle of Paramaecium caudatum. Archiv für Entwicklungsmechanik, XV, 1. **1902.**

IX. — — Death of the A-Series. Journal of Experimental Zoology, I, 3. **1904.**

IX. **Calkins, Gary N.**, und **Louise H. Gregory.** Variations in the progeny of a single ex-conjugant of Paramecium caudatum. Journal of Experimental Zoology, XV, 467. **1913.**

IX, 1. **Camus, Lucien** und **Gley E.,** Recherches sur l'Action Physiologique des Ichtyotoxines. Paris, Masson. **1912.**

II. **Carlton J. C.,** The colour changes in the Skin of the so called Florida chameleon, Anolis carolinensis Cuv., Proceedings American Academy of Arts and Science, XXXIX, 257. **1903.**

VIII, 2. **Carmichael** und **Marshall,** The Correlation of the Ovarian and Uterine Functions. Proceedings Royal Society, B, LXXIX. **1907.**

VIII, 2. — — On the occurence of Compensatory Hypertrophy in the ovary. Journal of Physiology, XXXVI, 431. **1908.**

IX. **Casteel D. B.** und **Philips E. F.,** Comparative Variability of Drones and Workers of the Honey Bee, Biological Bulletin, VI, 18. **1903.**

VIII, 2. **Caton,** Antelope and Deer of America, 2. Auflage, New York. **1881.**

VIII, 5. **Ceni C.,** Il cervello e la funzione ovarica. Rivista sperimentale di Freniatria, XXXVIII, F. 2—3. **1912.**

VIII, 5. — — Die Genitalzentren bei Gehirnerschütterung. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIX (Heft 1), mit Literatur, 46. **1914.**

I. **Chatin Joannes,** Contributions Experimentales à l'Étude de la chromatopsie. Paris, Gauthier-Villars. **1881.**

VIII, 5. **Chauvin Marie v.,** Über die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotl. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, XXVII, 522. **1876.**

IX, 2. **Chauvin M. v.,** Über das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, XXIX. **1879.**

IV. **Cole L. W.,** Concerning the Intelligence of racoons. Journal Comparative Neurology and Psychology, XVII, 236. **1908.**

VIII, 1. **Conklin Edwin G.,** Cell size and nuclear size. Journal of Experimental Zoology, XII, 1. **1911.**

IX. **Conte M.,** De l'influence du milieu nutritif sur le développement des Nematodes libres. Comptes Rendus Société Biologie, Paris, LII. **1900.**

IX. — — Sur les conditions de ponte des Nématodes. Ebenda. **1900.**

IX. — — Contributions à l'embryologie des Nématodes. Annales Université Lyon (N. S.), I. **1902.**

VII. **Copeland Manton,** The olfactory reactions of the puffer or swellfisch, Spheroides maculatus (Bloch and Schneider), Journal of Experimental Zoology, XII, 363. **1912.**

VII. — — The olfactory reactions of the spotted newt, Diemyctylus viridescens. Journal of Animal Behavior, III, 260. **1913.**

VIII, 4. **Copeman,** Experiments; Physiological Society, Cambridge, Mai **1908.**

V. **Cowles R. P.,** Stimuli produced by light and by contact with solid walls as factors in the behavior of Ophiuroids. Journal of Experimental Zoology, IX, 387. **1910.**

VIII, 2. **Cramer** und **Marshall,** Physiology of Reproduction, 355, London, Longmans & Co. **1910.**

VIII, 5. **Crampton H. E.,** Coalescence Experiments upon Lepidoptera. Woods Holl Biological Lectures for 1896/97. Boston. **1897.**

VIII, 5. **Crampton H. E.**, An Important Instance of Insect coalescence. Annals New York Academy of Science, XI, 219. **1898.**

VIII, 5. — — An Experimental Study upon Lepidoptera. Archiv für Entwicklungsmechanik, IX, 293. **1899.**

VIII, 4. **Cuénot L.**, Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bulletin Scientifique France Belgique, XXXII, 462. **1899.**

VIII, 4. — — Comptes Rendus Société Biologie, LXVI. **1909.**

IX, 3. **Czerny V.**, Einige Beobachtungen über Amöben. Archiv für mikroskopische Anatomie, V, 158. **1869.**

IX, 8. **Dallinger W. H.**, On a Series of Experiments made to determine the thermal Deathpoint of known Monad Germs when the Heat is endured in a fluid. Journal Royal Microscopical Society, III, 1. **1880.**

IX, 3. **Daniel Frank J.**, The Adjustment of Paramaecium to distilled water and its bearing on the Problem of the Necessary Inorganic Salt content. American Journal Physiology. XXIII, 48. **1908—1909.**

IX, 1. — — Adaptation and Immunity of the Lower Organismus to Ethyl Alcohol. Journal of Experimental Zoology, VI, 570. **1909.**

II. **Darzens Georges**, Sur une théorie physique de la perception des couleurs. Comptes Rendus Académie des Sciences, CXXI, 133. **1895.**

IX, 8. **Davenport C. B.** und **Castle W. E.**, On the Acclimatization of Organisms to High Temperatures. Archiv für Entwicklungsmechanik, II, 227. **1896.**

IX, 1. **Davenport C. B.** und **Neal H. V.**, On the Acclimatization of Organisms to Poisonous Chemical Substances. Archiv für Entwicklungsmechanik, II, 564. **1896.**

II. **Degner Eduard**, Über Bau und Funktion der Krusterchromatophoren. Inaug.-Disertation, Leipzig, Engelmann. **1912.**

IV. **Delâge Yves**, Sur une fonction nouvelle des otocystes chez les invertebrés. Comptes Rendus Académie des Sciences, Paris, CIII, 798. **1886.**

IV. — — Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. Archives Zoologie expérimentale et générale (2), V, 1. **1887.**

VIII, 2. **Delbet P.**, Sémiologie des organes génitaux. Traité de Pathologie générale par Ch. Bouchard, V, 289. **1901.**

IX, 3. **Dernoschek Alfred**, Studien über die Giftigkeit von Seewasser für Süßwassertiere mit besonderer Bercksichtigung der Anpassungserscheinungen. Pflügers Archiv, CXLIII, 303. **1911.**

VIII, 5. **Dewitz J.**, Verhinderung der Verpuppung bei Insektenlarven. Archiv für Entwicklungsmechanik, XI, 690. **1901.**

VIII, 4. **Dexter John S.**, On coupling of certain sex-linked characters in Drosophila. Biological Bulletin, XXIII, 183. **1912.**

I. **Dittler**, Über Zapfenkontraktion an der isolierten Netzhaut. Pflügers Archiv, CXVII, 1. **1907.**

III, VII. **Doflein Franz**, Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Festschrift R. Hertwig, Bd. III (1—75). Jena, Fischer. **1910.**

IX, 1. **Dold H.** und **A. Rados**, Versuche über sympathische, spezifische und unspezifische Sensibilisierung. Zeitschrift für Immunitätsforschung und experimentelle Therapie, XX, 273. **1913.**

VIII, 4. **Doncaster L.**, On an inherited Tendency to produce purely *Female* Families in Abraxas grossulariata, and its Relation to an abnormal chromosome number. Journal of Genetics, 1. **1913.**

VIII, 4. — — On Sex-limited Inheritance in *cats*, and its Bearing on the Sex-limited Transmission of certain Human Abnormalities. Journal of Genetics, III, 11. **1913.**

VIII, 4. **Doncaster L.** und **Marshall F. H. A.**, The Effects of one-sided Ovariotomy on the Sex of the Offspring. Journal of Genetics, I, 70. **1910.**

VIII, 2. **Dor, Maisonneuve** und **Meurids**, Ralentissement expérimental de la croissance par l'opothérapie orchitique. Comptes rendus Société Biologie, Paris, LXII, 673. **1905.**

IX, 1. **Dungern Emil v.**, Die Antikörper, Resultate früherer Forschungen und neue Versuche, Jena, Fischer. **1903.**

VI. **Dürken Bernhard**, Über frühzeitige Exstirpation von Extremitäten beim Frosch. Ein experimenteller Beitrag zur Entwicklungsphysiologie und Morphologie der Wirbeltiere unter besonderer Berücksichtigung des Nervensystems. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, CXC, Heft II. **1911.**

VI. — — Über einseitige Augenexstirpation bei jungen Froschlarven. Vorläufige Mitteilungen. Nachrichten der k. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. **1912.**

VIII, 4. **Dzierzon** (Fortpflanzung der Bienen), Barth und Schmids Bienenzeitung, I, 113. **1845.**

VIII, 4. — — Theorie und Praxis des neuen Bienenfreundes oder neue Art der Bienenzucht, mit dem günstigsten Erfolge angewendet und dargestellt, 2. Auflage, 106. **1849.**

VIII, 4. — — Nachtrag zur Theorie und Praxis, 4. **1852.**

VIII, 1. **Eiselsberg A. v.**, Wachstumsstörungen bei Tieren nach frühzeitiger Schilddrüsenexstirpation. Archiv für klinische Chirurgie, XLIX. **1895.**

VIII, 4. **Engelhardt V. v.**, Über den Bau der gynandromorphen Bienen (Apis mellifica L.). Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie, X, 161. **1914.**

IX. **Enriques Paolo**, Sulla così detta degenerazione senile dei Protozoi. Monitore zoologico italiano XIII. Suppl. 49. **1903.**

IX. — — Della degenerazione senile negli Infusorî. Rendiconti Accademia Lincei [a. CCCII—2. sem.], XIV, 351. **1905.**

IX. — — Ancora della degenerazione senile negli Infusorî. Ebenda, 390. **1905.**

IX. — — La conjugazione e il differenziamento sessuale negli Infusorî. I. Archiv für Protistenkunde, IX, 195. **1906.**

IX. — — Die Konjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. II. Wiederkonjugante und Hemisexe bei Chilodon. Ebenda, XII, 210. **1908.**

I. **Erhard H.**, Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes der Daphniden. Biologisches Zentralblatt, XXXIII, 494. **1913.**

VII. **Erichson**, De fabrica et usu antennarum in Insectis. Berolini, typis fratrum Unger. **1847.**

IX. **Ewing H. E.**, Pure Line Inheritance and Parthenogenesis. Biological Bulletin, XXVI, 25. **1914.**

I. **Exner Sigmund**, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Deuticke, Leipzig und Wien. **1891.**

IV. — — Negative Versuchsergebnisse über das Orientierungsvermögen der Brieftauben. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, math.-naturw. Klasse (3), CII, 318. **1893.**

IV. — — Über das Orientierungsvermögen der Brieftauben. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien, math.-naturw. Klasse, XLII, 408. **1905.**

VIII, 5. **Exner-Bolse**, Deutsche Zeitschrift für Chirurgie. **1910.**

VIII. **Fabre J. H.**, Souvenirs Entomologiques, I.—X. Série. Paris, Ch. Delagrave. — Deutsche Übersetzung: Bilder aus der Insektenwelt. Stuttgart, Kosmosverlag (Franckh). (ohne Jahreszahl).
I. Reihe:
II. Reihe: Die Pille des Skarabaeus u. a.
III. Reihe: Skorpionenhochzeit u. a.
IV. Reihe: Die Schmalbiene und ihr Erbfeind u. a.

IX, 3. **Fabre-Domergue**, Recherches anatomiques et physiologiques sur les infusoires ciliés. Annales des Sciences Naturelles (7), V, I. **1888.**

IX, 1. **Faust, Edwin Stanton**, Über die Ursachen der Gewöhnung an Morphin. Leipzig, Hirschfeld. **1900.**

II. **Fischel A.**, Über Beeinflussung und Entwicklung des Pigmentes. Archiv für mikroskopische Anatomie, XLVII, 719. **1896.**

VIII, 2. **Fischera**, Hypertrophie du corps pituitaire consécutive à la castration. Il policlinico, sezione chirurgica, Juni-Juli. **1905.**

VIII, 2. — — Sur l'hypertrophie de la glande pituitaire consécutive à la castration. Archiv. ital. di Biologia, XLIII, 405. — Bolletino Accademia medica Roma. **1905.**

VIII, 2. — — Sulla distruzzione dell' ipofisi, Lo Sperimentatore, LIX. **1906.**

VIII, 4. **Flammarion C.**, Action des diverses radiations lumineuses sur les êtres vivants. Comptes Rendus Academie Sciences, 398. **1899.**

VIII, 2. **Foà C.**, Sui fattori che determinano la funzione della ghiandola mammaria. Archivio di Fisiologia, V. **1909.**

VIII, 5. **Foà G.**, Ipertrofia dei testicoli e della cresta dopo l'asportazione della glandola pineale nel gallo. Pathologica, Nr. 70. **1912.**

VIII, 2. **Foges A.**, Zur Hodentransplantation bei Hähnen. Zentralblatt für Physiologie, Nr. 26 (Verhandlungen der Physiologischen Gesellschaft, Wien). **1898.**

VIII, 2. — — Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Pflügers Archiv, XCIII, 39. **1902.**

VIII, 2. — — Beiträge zu den Beziehungen von Mamma und Genitale. Wiener klinische Wochenschrift, XXI, Nr. 5. **1908.**

VII. **Forel August**, Fourmis de la Suisse. **1874.**

VII. — — Das Sinnesleben der Insekten. Übersetzt von Maria Semon. München, Bernhardt. **1910.**

VIII, 2. **Fowler G. H.**, Notes on some specimens of anthers of the Fallow-Dear showing continuous variation, and the effects of total or partial castration. Proceedings Zoological Society, London, 485. **1894.**

VIII, 2. **Franz K.**, Zur Entwicklung des knöchernen Beckens nach der Geburt. Beiträge zur Geburtshilfe und Gynäkologie, XIII. **1909.**

I. **Freytag G.**, Lichtsinnuntersuchungen bei Tieren. Archiv für vergleichende Ophthalmologie, IV, 68, **1914.**

I. **Frisch Karl v.**, Studien über die Pigmentverschiebung im Facettenauge. Biologisches Zentralblatt, XXVIII, 662. **1908.**

II. — — Über die Beziehungen der Pigmentzellen in der Fischhaut zum sympathischen Nervensystem. (Vorläufige Mitteilung.) Festschrift Richard Hertwig, III, 17. **1910.**

II. — — Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der *Fischhaut.* Pflügers Archiv, CXXXVIII, 319. **1911.**

I. — — Über den *Farbensinn* der Fische. Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft, XXI, 219. **1911.**

II. — — Über den Einfluß der *Temperatur* auf die schwarzen Pigmentzellen der Fischhaut. Biologisches Zentralblatt, XXXI, 236. **1911.**

II. — — Über farbige *Anpassung* bei Fischen. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie, XXXII, 171. **1912.**

II. — — Sind die Fische *farbenblind?* Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie, XXXIII, 107. **1912.**

II. — — Über die Farbenanpassung des *Crenilabrus.* Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie, XXXIII, 151. **1912.**
(Ohne Tafel auch als Habilitationsschrift der Universität München erschienen.)

I. — — Zur Frage nach dem *Farbensinn* der Tiere. Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte, II. **1913.**

I. — — Weitere Untersuchungen über den Farbensinn der *Fische.* Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie, XXXIV, 43. **1913.**

I. — — Über den Farbensinn der *Bienen* und die Blumenfarben. Münchner medizinische Wochenschrift, Nr. 1, 1. **1913.**

I. **Frisch Karl v.** und **Hans Kupelwieser**, Über den Einfluß der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reaktionen niederer Krebse. Biologisches Zentralblatt, XXXIII, 517. **1913.**

II, III. **Fröhlich Alfred**, Farbwechselreaktionen bei Palaemon. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXIX, 432. **1910.**

I. **Fröhlich Friedrich Wilhelm**, Vergleichende Untersuchungen über den Licht- und Farbensinn. Deutsche medizinische Wochenschrift, Nr. 30, 1. **1913.**

III. **Fuchs R. F.**, Zur Physiologie der Pigmentzellen, zugleich ein Beitrag zur Funktion des Stellarganglions der Cephalopoden. Archiv für Entwicklungsmechanik (Roux-Festschrift), XXX/2; 388. **1910.**

III. **Fürth O. v.** und **Schneider H.**, Über tierische Tyrosinasen und ihre Beziehungen zur Pigmentbildung. Hofmeisters Beiträge, I, 229. **1901.**

VI. **Fuld Ernst**, Über Veränderungen der Hinterbeinknochen infolge Mangels der Vorderbeine. Archiv für Entwicklungsmechanik, XI, 1. **1901.**

VIII, 2. **Gall F. J.**, Anatomie et Physiologie du Système nerveux. III., 108 ff., Paris. **1818.**

IX, 8. **Galloway T. W.**, Studies on the Cause of the Accelerating Effect of Heat upon Growth, American Naturalist, XXXIV, 949. **1900.**

VI. **Gebhardt W.**, Auf welche Art der Beanspruchung reagiert der Knochen jeweils mit der Ausbildung einer entsprechenden Architektur? Archiv für Entwicklungsmechanik, XVI, 377. **1903.**

VIII, 2. **Gellin O.**, Die Thymus nach Exstirpation bzw. Röntgenbestrahlung der Geschlechtsdrüsen. Zeitschrift für experimentelle Pathologie und Therapie, VIII, Heft 1. **1910.**

I. **Genderen-Stort A. G. H. van**, Über Form- und Ortsveränderungen der Netzhautelemente unter Einfluß von Licht und Dunkel. Archiv für Opthalmologie, XXXIII, Abteilung III. **1887.**

VIII, 2. **Gerhartz H.**, Rudimentärer Hermaphroditismus bei Rana esculenta. Archiv für mikroskopische Anatomie, LXV, 699. **1905.**

IX. **Giard Alfred**, La Poecilogonie, Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique, XXXIX, 153. **1905.**

IX, 3. **Gogorza y González D. J.**, Influencia del aqua dulce en los Animales Marinos. Annales de la Sociedad Espaniol Historia Naturale XX, 220. **1891.**

VIII, 3. **Goldschmidt Richard**, Über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere. Münchner medizinische Wochenschrift, XLIX. **1911.**

VIII, 3. — — Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen, I. 1. Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechtes. Zeitschrift für induktive Abstammungslehre, VII, 1. **1912.**

VIII, 2. **Goltz**, Über den Einfluß des Nervensystems auf die Vorgänge während der Schwangerschaft und des Gebäraktes. Pflügers Archiv, IX. **1874.**

VIII, 2. **Goltz** und **Ewald**, Der Hund mit verkürztem Rückenmark. Pflügers Archiv, LXIII. **1896.**

VIII, 4. **Gönner**, Einseitige Ovariotomie bei Kaninchen, nach Lénhossek, Literatur I.

VIII, 2. **Goodale H. D.**, Some Results of Castration in Ducks. Biological Bulletin, XX, 35. **1910.**

VIII, 4. — — Breeding experiments with poultry Proceedings Society Experimental Biology and Medecine, VII, 178. **1909.**

— — Studies on hybrid ducks. Journal of Experimental Zoology, X, 241. **1911.**

VIII, 2. **Goodale H. D.**, Castration in relation to the secondary sexual characters of brown leghorns, American Naturalist, LXVII, **1913.**
(Vgl. auch; Annual Report of the Director of the Department of Experimental Evolution, Carnegie Institution Year book, 97. **1913.)**

VII. **Graber Vitus**, Vergleichende Grundversuche über die Wirkung und die Aufnahmestellen chemischer Reize bei den Tieren. Biologisches Zentralblatt, 1. September **1885.**

VIII, 4. **Grassi B.**, Ricerche sulle fillossere. Rendiconti Accademia Lincei, 1. September **1907.**

VIII, 4. **Griesheim A. v., W. Kochs** und **E. Pflüger**, Beiträge zur Physiologie der Zeugung. Pflügers Archiv, XXVI, 237. **1881.**

I. **Gross Alfred O.**, The reactions of arthropods to monochromatic lights of equal intensities. Journal of Experimental Zoology, XIV, 467. **1913.**

VIII, 4. **Grosvenor G. H.**, and **Geoffrey Smith**, The life-cycle of Moina rectirostris. Quarterly Journal of Microscopical Science, LVIII. **1913.**

VIII, 4. **Gruber Karl**, Eine Beobachtung zum Sexualitätsproblem der Cladozeren. Zoologischer Anzeiger, XLII, 556. **1913.**

VIII, 4. — — Studien an Scapholeberis mucronata. I. Beiträge zur Frage der Temporalvariation der cladozeren und ihrer Beeinflussung durch das Experiment. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, IX, 301. **1913.**

VIII, 5. **Gudernatsch J. F.**, Fütterungsversuche an Amphibienlarven. Zentralblatt für Physiologie, XXVI. **1912.**

VIII, 5. — — Fütterungsversuche an Kaulquappen, Demonstration. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft, 26. Versammlung, München. **1912.**

VIII, 5. — — Feeding Experiments on Tadpoles, I. The influcence of specific organs given as food on growth and differentiation. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXV, 457. **1912.**

VIII, 5. — — Feeding Experiments on Tadpoles. II. A Further Contribution of Organs with Internal Secretion. American Journal of Anatomy, XV, 431. **1914.**

VIII, 5. **Gurwitsch Alexander**, Über Determination, Normierung und Zufall in der Ontogenese. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXX, 133. **1910.**

VIII, 5. — — Untersuchungen über den zeitlichen Faktor der Zellteilungen. II. Über das Wesen und das Vorkommen der Determination der Zellteilung. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXII, 447. **1911.**

IV. **Haempel O.**, Zur Frage des Hörvermögens der Fische. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie, herausgegeben von Woltereck, IV, 21. **1911.**

IX, 1. **Hafkine**, Annales de l'Institut Pasteur, IV, 363. **1890.**

VIII, 2. **Halban Josef**, Ovarium und Menstruation. Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien, math.-naturw. Kalsse, CX, 71. **1901.**

VIII, 2. **Halban Josef,** Über den Einfluß der Ovarien auf die Entwicklung des Genitales. Monatschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie, XII, 496. **1901.**

IX. — — Die Größenzunahme der Eier und Neugeborenen mit dem fortschreitenden Alter der Mutter. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXIX, 439. **1910.**

VIII, 5. **Hankó B.,** Über den Einfluß einiger Lösungen auf die Häutung, Regeneration und das Wachstum von Asellus aquaticus. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIV, 477. **1912.**

I. **Hargitt Chas. W.,** Experiments on the Behavior of Tubicolous Annelids. Journal of Experimental Zoology, III, 295. **1906.**

II. — — Behavior and Color Changes of tree Frogs. Journal of Animal Behavior, II, 51. **1912.**

VIII, 2. **Harms W.,** Über Degeneration und Regeneration der Daumenschwielen und -drüsen bei Rana fusca. Pflügers Archiv. CXXVIII. **1909.**

VIII, 2. — — Beeinflussung der Daumenballen des Kastraten durch Transplantation auf normale Rana fusca. Zoologischer Anzeiger, XXXIX. **1912.**

IX. **Harris Arthur J.,** Assortative Mating in Man, Popular Science Monthly, 476 (April). **1912.**

VIII, 5. **Harrison R. G.,** The Growth and Regeneration of the Tail of the Frog Larva, studied with the aid of Borns Method of Grafting. Archiv für Entwicklungsmechanik, VII, 430. **1898.**

V, VIII, 2. **Hatai Shinkishi,** The Effect of Castration, Spaying or Semi-spaying on the Weight of the Central Nervous System and of the Hypophysis of the Albino Rat; also the Effect of Semi-spaying on the remaining Ovary. Journal of Experimental Zoology, XV, 297. **1913.**

VII. **Hauser G.,** Physiologische und histologische Untersuchungen über die Geruchsorgane der Insekten. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, XXXIV, 367. **1880.**

VII. — — Recherches physiologiques et histologiques sur l'organe de l'odorat chez les Insectes. Archives de Zoologie expérimentale VIII [Notes et Revue.]. **1880.**

VIII, 4. **Heape W.,** Note on the Proportion of Sexes in Dogs. Proceedings Cambridge Philosophical Society, XIV. **1907.**

VIII, 4. — — Philosophical Transactions Royal Society, London, CC, 271. **1908.**

IX, 3. **Henneguy,** Sur un Infusoire heterotriche. Annales de Micrographie III, 118. **1890/91.**

VIII, 5. **Herbst C.,** Vererbungsstudien VII. Die zytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. II. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIV, 1. **1912.**

I—III. **Hering Ewald,** Zur Lehre vom Lichtsinne, Wien, Gerold (auch Sitzber. Wr. Ak. Wiss.) **1878.**

VIII, 4. **Hertwig R.,** Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft, XV. Jahresversammlung, Breslau, 186. **1905.**

VIII, 4. **Hertwig R.**, Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft, XVI. Jahresversammlung, Marburg, 90. **1906.**

VIII, 4. — — Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra* fusca. Biologisches Zentralblatt, XXVI, 13 (Festschrift für Rosental). **1906.**

VIII, 4. — — Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft, XVII. Jahresversammlungen. Rostock und Lübeck, 55. **1907.**

VIII, 1. — — Über neue Probleme der Zellenlehre. Archiv für Zellforschung, I, 1. **1908.**

VIII, 4. — — Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. I—III. Biologisches Zentralblatt, XXXII, 1. **1912.**

VIII, 4. — — IV. Ebenda, XXXII, 65. **1912.**

I. **Hess C.**, Untersuchungen über den Lichtsinn und Farbensinn bei Tagvögeln. Archiv für Augenheilkunde, LVII, 298. **1907.**

I. — — Untersuchungen über das Leben und über die Pupillenreaktion von Tag- und von Nachtvögeln. Archiv für Augenheilkunde, LIX, 143. **1908.**

I. — — Untersuchungen über den Lichtsinn bei *wirbellosen* Tieren. Archiv für Augenheilkunde, LXIV, 39. **1909.**

I. — — Untersuchungen über den Lichtsinn bei *Fischen.* Archiv für Augenheilkunde, LXIV, Supplement, 1. **1909.**

I. — — Neue Untersuchungen über den Lichtsinn bei *wirbellosen* Tieren. Pflügers Archiv, CXXXVI, 282. **1910.**

I. — — Untersuchungen über den Lichtsinn bei *Reptilien* und Amphibien. Pflügers Archiv, CXXXII, 255. **1910.**

I. — — Experimentelle Untersuchungen zur vergleichenden *Physiologie* des Gesichtssinnes. Pflügers Archiv, CXLII, 405. **1911.**

I. — — Beiträge zur Kenntnis des *Tapetum* lucidum im Säugerauge. Archiv für vergleichende Ophthalmologie, II, 3. **1911.**

I. — — Über *Fluoreszenz* an den Augen von Insekten und Krebsen. Pflügers Archiv, CXXXVII, 339. **1911.**

II. — — Untersuchungen zur Frage nach dem Vorkommen von Farbensinn bei *Fischen.* Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie, XXXI, 629. **1912.**

I. — — Gesichtssinn; in Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, IV (4.), 20. und 21. Lieferung. **1912.**

I. — — Eine neue Methode zur Untersuchung des Lichtsinnes bei *Krebsen.* Archiv für vergleichende Opthalmologie, IV, 53. **1913.**

I. — — Experimentelle Untersuchungen über den angeblichen Farbensinn der *Bienen.* Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie, XXXIV, 82. **1913.**

I. — — Neue Untersuchungen zur vergleichenden *Physiologie* des Gesichtssinnes. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie, XXXIII, 387. **1913.**

I. **Hess C.**, Untersuchungen zur Physiologie des Gesichtssinnes der *Fische*. Zeitschrift für Biologie, LXIII, 245. **1914.**

I. — — Untersuchungen über den Lichtsinn mariner *Würmer* und Krebse. Pflügers Archiv, CLV, 421. **1914.**

VII. **Hicks J. Br.**, On a new structure in the antennae of Insects. Transactions of Linnean Society London, XXII, pt. 2., 147. **1857.**

IV. **Hofer Bruno**, Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. Berichte der biologischen Station München. I. **1907.**

VIII, 2. **Hoffmann L.**, Über die Kastration der Haustiere. Schneidemühls tiermedizinische Vorträge, II, 12. **1892.**

VIII, 2. **Holdich**, Exhibition of Antlers of Deer showing Arrest of Development due to Castration. Proceedings Zoological Society. **1905.**

VIII, 2. **Hunter J.**, Account on an extraordinary Pheasant. Philosophical Transactions, LXX, 527, I. **1780.**

VI. **Hürthle K.**, Über den Einfluß der Bewegungsnerven auf das Wachstum der Muskeln und Knochen. Jahrbuch der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur, 71. **1893.**

VIII, 4. **Janda V.**, Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei Criodrilus lacuum. I. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIII, 345. **1912.**

VIII, 4. — — II. Ebenda, XXXIV, 557. **1912.**

IX. **Jennings H. S.**, What conditions induce conjugation in Paramaecium? Journal of Experimental Zoology, IX, 279. **1910.**

IX. — — Assortative Mating, Variability and Inheritance of size, in the conjugation of Paramaecium. Journal of Experimenteal Zoology, XI, 1. **1911.**

IX. — — The effect of conjugation in paramecium. Journal of Experimental Zoology, XIV, 279. **1913.**

IX. **Jennings H. S. und K. S. Lashley**, Biparental inheritance and the question of sexuality in paramaecium. Journal of Experimental Zoology, XIV, 393. **1913.**

VIII, 1. **Iselin**, Wachstumshemmung infolge von Parathyreoidektomie bei *Ratten*. Zeitschrift für Chirurgie, XCIII. **1908.**

VIII, 1. — — *Tetanie* jugendlicher Ratten nach Parathyreoidektomie. Steigerung der tetanischen Reaktionsfähigkeit jugendlicher Ratten bei Nachkommen parathyreoidektomierter Ratten. Zeitschrift für Chirurgie, XCIII, 397. **1908.**

VIII, 4. **Issakówitsch A.**, Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Biologisches Zentralblatt, XXV, 529. **1905.**

VIII, 4. — — Es besteht eine zyklische Fortpflanzung bei den Cladoceren, aber nicht im Sinne Weismanns. Biologisches Zentralblatt, XXVIII. **1908.**

IV. **Kalischer O.**, Zur Funktion des Schläfenlappens des Großhirns. Sitzungsberichte der Berliner Akademie, 21. Februar. **1907.**

IV. — — Eine neue Hörprüfungsmethode bei Hunden. Sitzungsberichte der königl Akademie der Wissenschaften, Berlin, X, 204. **1907.**

IV. — — Weitere Mitteilung über die Ergebnisse der Dressur als physiologische Untersuchungsmethode auf den Gebieten des Gehör-, Geruchs- und Farbensinnes. Archiv für Physiologie, 303. **1910.**

II, III, IX. **Kammerer Paul,** Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa. Archiv für Entwicklungsmechanik, XVII, 165, **1904.**

V. — — Über die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarven von Alter, Entwicklungsstadium und spezifischer Größe. Archiv für Entwicklungsmechanik, XIX, 148. **1905.**

IX, 2. — — Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans) und Laubfrosch (Hyla arborea). Archiv für Entwicklungsmechanik, XXII, 48. **1906.**

IX. — — Erzwungene Fortpflanzungsveränderungen und deren Vererbung. Zentralblatt für Physiologie, XXI. **1907.**

V. — — Regeneration sekundärer Sexualcharaktere bei den Amphibien. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXV, 82. **1908.**

VI. — — Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen, III. Mitteilung. Die Nachkommen der nicht brutpflegenden Alytes obstetricans. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXVIII, 447. **1909.**

VIII, 5. — — Das Beibehalten jugendlich unreifer Formzustände (Neotenie und Progenese). Ergebnisse der wissenschaftlichen Medizin. (Leipzig, Klinkhardt.) 406. **1910.**

III. — — Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei Proteus anguineus Laur. Zugleich: Vererbung erzwungener Farbveränderungen, III. Mitteilung. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIII, 349. **1912.**

III. — — Vererbung erzwungener Farbveränderungen, IV. Mitteilung: Das Farbkleid des Feuersalamanders (Salamandra maculosa Laur.) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXVI, 4. **1913.**

III. — — Nachweis normaler Funktion beim herangewachsenen Lichtauge des *Proteus*. Pflügers Archiv, CLIII, 430. **1913.**

IX, 7. **Kastle Joseph H.** und **Mac Dermott, F. Alex.,** Some observations on the Production of Light by the Firefly, Photinus pyralis. American Journal of Physiology, XVII, 122. **1910/11.**

II. **Keeble Frederick** and **F. W. Gamble,** The Colour-Physiology of Higher Crustacea. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, CXCVI, B, 295. **1904.**

VIII, 4. **Keilhack L.,** Biologie von Polyphemus pediculus. Zoologischer Anzeiger, XXX. **1906.**

VIII, 5. **Keller C.,** Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf Phylloxera vastatrix. Zoologischer Anzeiger, X. **1887.**

II. **Keller R.,** Über den Farbenwechsel des Chamäleons und einiger anderer Reptilien. Pflügers Archiv, LXI, 123. **1895.**

VIII, 3. **Kellogg V. L.,** Influence of the Primary Reproductive Organs on the Secondary Sexual charakters. Journal Experimental Zoology I, 601. **1904.**

IX. — — (Is there Determinative Variation? A note on assortative Mating). Variation in Parthenogenetic Insects. Science, N. S. XXIV (620, 665), 695. **1906.**

VIII, 5. **Kellogg V. L.** und **Bell R. G.**, Notes on Insect Bionomics. Journal of Experimental Zoology, I. **1904.**

IX. — — Studies of Variation in Insects. Proceedings Washington Academy of Science, VI, 203. **1904.**

IX. **Kelly J. P.**, Heredity in a Parthenogenetic Insect (Aphis). American Naturalist, XLVII, 229. **1913.**

VIII, 4. **King Helen Dean**, Food as a Factor in the Determination of Sex in Amphibians. Biological Bulletin, XIII, **1907.**

VIII, 4. — — Stugies on Sex-Determination in Amphibians, II. Biological Bulletin, XVI, 27. **1909.**

VIII, 4. — — Studies on Sex-Determination in Amphibians. V. The effect of changing the water content of the egg, at or before the time of fertilization, on the sex-ratio of Bufo lentiginosus. Journal of Experimental Zoology, XII, 319. **1912.**

VIII, 4. — — The effects of semispaying and of semi-castration on the sex-ratio of the Albino-rat, Mus norvegicus albinus. Journal of Experimental Zoology, X, 381. **1911.**

IX, 6. **Kinoshita Toosaku**, Über den Einfluß mehrerer aufeinanderfolgender wirksamer Reize auf den Ablauf der Reaktionsbewegungen bei Wirbellosen.
I. Versuche an Tunikaten. Pflügers Archiv, CXXXIII, 501. **1910.**

IX, 6. — — II. Versuche an Coelenteraten. Pflügers Archiv, CXL, 167. **1911.**

IX, 6. — — III. Mitteilung [Ciona]. Pflügers Archiv, CXL, 198. **1911.**

III. **Klemensiewicz Rudolf**, Beiträge zur Kenntnis des Farbenwechsels der Kephalopoden. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften, III. Abteilung, LXXVIII, Juniheft. **1878.**

VIII, 3. **Knauer E.**, Einige Versuche von Ovarientransplantation am Kaninchen. Zentralblatt für Gynäkologie, XX, 524. **1896.**

VIII, 3. — — Über Ovarientransplantation. Wiener klinische Wochenschrift. **1899.**

VIII, 3. — — Über Ovarientransplantation. Archiv für Gynäkologie. X, 322 **1900.**

VIII, 5. **Knauer F. K.**, Europas Kriechtiere und Lurche. Wien, Pichler [S. 128]. **1877.**

VI. **Kochs W.**, Versuche über die Regeneration von Organen bei Amphibien. Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte, XLIX, 441. **1897.**

VIII, 3. **Kopeć St.**, Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. Bulletin Academie Sciences Cracovie, math.-naturw. Klasse, 893, November. **1908.**

VIII, 3. — — Über morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Bulletin Academie Sciences Cracovie, math.-naturw. Klasse, B., 186, März. **1910.**

VIII, 3. — — Regenerationsversuche an Fühlern, Augen, Mundwerkzeugen und Körperwarzen der Schmetterlingsraupen und Imagines. Bulletin Academie Sciences Cracovie. **1912.**

VIII, 3, 5. **Kopeć St.**, Nochmals über die Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere von den Gonaden bei Lepidopteren (Fühlerregenerationsversuche mit Kastration und Keimdrüsentransplantation kombiniert). Zoologischer Anzeiger, XLIII, 65. **1913.**

IV. **Körner O.**, Reaktionen auf Schallreize bei Tieren ohne Gehörorgane. Zentralblatt für Physiologie, XXIII, 554. **1909.**

VIII, 5. **Kornfeld Werner**, Über Kiementransplantationen an Salamanderlarven. Biologisches Zentralblatt, XXXIII, 487. **1913.**

VIII, 5. — — (Abhängigkeit der metamorphotischen Kiemenrückbildungen vom Gesamtorganismus des Salamandra maculosa). Archiv für Entwicklungsmechanik. **1914.)**

VIII, 4. **Korschelt E.**, Die Gattung Dinophilus und der bei ihr auftretende Geschlechtsdimorphismus. Zoologische Jahrbücher, II, 955. **1887.**

VII. **Kraepelin K.**, Über die Geruchsorgane der Gliedertiere. Hamburg, Osterprogramm der Realschule des Johanneums (S. 25). **1883.**

IV. **Kreidl A.**, Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. II. Mitteilung. Versuche an Krebsen. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, math.-naturw. Klasse (3), CII, 1, 49. **1893.**

IV. — — Über die Perzeption der Schallwellen bei den Fischen. Pflügers Archiv, LXI. **1895.**

IX. **Kreidl Alois** und **Neumann Alfred**, Über eine gesetzmäßige Abhängigkeit der Größenverhältnisse der Föten vom Orte der Anheftung im Uterus bei multiparen Tieren. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, CXX, Abteilung III, März. **1911.**

VIII, 5. **Križenecký Jar.**, Über die beschleunigende Einwirkung des Hungerns auf die Metamorphose. Biologisches Zentralblatt, XXXIV, 46. **1914.**

VIII, 4. **Kuschakewitsch S.**, Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Festschrift R. Hertwig, Jena, Fischer, 61. **1910.**

VIII, 4. **Kuttner Olga**, Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Kladozeren. Internationale Revue für gesamte Hydrobiologie und Hydrographie, II, 1. **1909.**

VIII, 4. **Kyber**, Erfahrungen über Blattläuse. Germars Magazin der Entomologie. **1813.**

VIII, 4. **Landois H.**, Über das Gesetz der Entwickelung der Geschlechter bei den Insekten. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, XVII. **1867.**

VIII, 2. **Lane-Claypon** und **Starling**, An Experimental Inquiry into the Factors which determine the Growth and Activity of the Mammary Glands. Proceedings Royal Society, B, LXXVII. **1906.**

VIII, 4. **Langhans V. H.**, Experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden. Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft, 281. **1909.**

VIII, 1. **Lanz O.**, Progenitur thyreopriver Tiere. Archiv für klinische Chirurgie, LXXIV. **1904.**

I. **Lasareff P.**, Theorie der Lichtreizung der Netzhaut beim Dunkelsehen. Pflügers Archiv, CLIV, 459. **1913.**

I. **Lashley K. S.**, Visual discrimination of size and Form in the albino rat. Journal of animal behavior, II, 310. **1912.**

VIII, 5. **Laufberger V.**, O vzbuzení metamorfosy axolotlů krmením zlazov štítnou. Biologické Listy, II. **1913.**

VII. **Lefebvre Alexander**, Note sur le sentiment olfactif des Insectes. Annales Société Entomologique, France, VII, 395. **1838.**

VIII, 1. **Léopold-Lévi H.** und **H. de Rothschild**, Etude sur la physiopathologie du corps thyroide et de l'hypophyse. Paris. **1908.**

VIII, 1. — — Nouvelles études sur la physiopathologie du corps thyroïde et des autres glandes endocrines. 2. Serie. Paris. **1911.**

VIII, 4. **Leuckart Rud.**, Seebacher Studien. Bienenzeitung, 210. **1855—1858.**

VI. **Levy O.**, Über den Einfluß von Zug auf die Bildung faserigen Bindegewebes. Archiv für Entwicklungsmechanik, XVIII, 184. **1904.**

VII. **Leydig**, Zum feineren Bau der Arthropoden. Müllers Archiv für Anatomie, 376. **1855.**

VIII, 2. **Limon**, Observations sur l'État de la Glande interstitielle dans les Ovaires Transplantés. Journal de Physiologie et de Pathologie, Genève, XVI. **1904.**

I. **Lodato**, Influenza della eccitazione retinica sulla reaz. chimica dei centri nervosi. Arch. di Ottalmologia, IX. **1902.**

V. **Loeb Jacques**, Die Sehstörungen nach Verletzungen der Großhirnrinde. Pflügers Archiv, XXXIV. **1884.**

VIII, 5. — — Hat das Zentralnervensystem einen Einfluß auf die Vorgänge der Larvenmetamorphose? Archiv für Entwicklungsmechanik, IV, 502. **1896.**

IX, 3. — — Über die Anpassung von Fundulus an höhere *Konzentrationen.* Biochemische Zeitschrift, LIII, 391. **1913.**

VIII, 4. **Loeb Jacques** und **F. W. Bancroft**, The *Sex* of a Parthenogenetic Tadpole and Frog. Journal Experimental Zoology, XIV, 275. **1913.**

VIII, 4. — — Further observations on artificial parthenogenesis in *frogs.* Journal of Experimental Zoology, XV, 379. **1913.**

IX, 8. **Loeb Jacques** und **Wasteneys Hardolph**, On the Adaptation of Fish (Fundulus) to Higher Temperature. Journal of Experimental Zoology, XII, 543. **1912.**

VIII, 2. **Loeb Leo**, Über die experimentelle Erzeugung von Knoten von Deciduagewebe in dem Uterus des Meerschweinchens nach stattgefundener Operation. Zentralblatt für allgemeine Pathologie und pathologische Anatomie, XVIII, 563. **1907.**

VIII, 2. — — The Production of Deciduomata and the Relation between the Ovaries and the Formation of the Decidua. Journal American Medical Association, L, 1897. **1908.**

VIII, 2. — — The Experimental Production of the Maternal Placenta and the Function of the corpus luteum. Journal American Medical Association, LIII, 1471. **1909.**

VIII, 2. **Loeb Leo**, Beiträge zur Analyse des Gewebewachstums. III. Die Erzeugung von Deciduen in dem Uterus des Kaninchens. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXVII, 89. **1909.**

VIII, 2. — — Zur Analyse der Wachstumsbedingungen des mütterlichen Teiles der Plazenta beim Kaninchen. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXVII, 463. **1909.**

VIII, 2. — — The Experimental Production of the Maternal Placenta. Procedings Pathological Society, Philadelphia, Juni. **1910.**

VIII, 2. — — The Function of the Corpus luteum, the Experimental Production of the Maternal Placenta and the Mechanism of the Sexual Cycle in the Female Organism. Medical Record, 25. Juni. **1910.**

VIII, 2. — — Weitere Untersuchungen über die künstliche Erzeugung der mütterlichen Plazenta und über die Mechanik des sexuellen Zyklus des weiblichen Säugetierorganismus. Zentralblatt für Physiologie, XXIV, Nr. 6. **1910.**

VIII, 2. — — The reaction of the uterine Mucosa towards foreign bodies introduced into the Uterine Cavity. Proceedings Society Experimental Biology and Medecine, VII, 90. **1910.**

VIII, 2. — — Beiträge zur Analyse des Gewebewachstums. IV. Über den Einfluß von Kombinationsreizen auf das Wachstum des transplantierten Uterus des Meerschweinchens. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXI, 456. **1911.**

VIII, 2. **Loewy A.**, Über den Einfluß des Oophorins. Berliner klinische Wochenschrift. **1899.**

VIII, 2. — — Neuere Untersuchungen zur Physiologie der Geschlechtsorgane. Asher-Spiros Ergebnisse der Physiologie, II. **1903.**

VIII, 2. **Loewy** und **Richter**, Sexualfunktion und Stoffwechsel. Archiv für Physiologie, Supplement. **1899.**

VII. **Lubbock John** (Sir), Ameisen, Bienen und Wespen. Intern. wiss. Bibl., Leipzig, Brockhaus. **1883.**

VIII, 2. **Lüthje H.**, Über Kastration und ihre Folgen. Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie, XLVIII, 184. **1902.**

IX. **Lutz Frank E.**, Variation in Bees. Biological Bulletin, VI, 217. **1904.**

VIII, 1. **Mac Carrison**, The experimental transmission of goitre from man to animals. Proceedings of Royal Society London (Nr. 570), August 18. **1911.**

VIII, 1. — — A second series of experiments dealing with the transmission of goitre from man to animals. Annals of tropical medecine, V (Heft 3), 453. **1911.**

VIII, 4. **Mac Clendon J. F.**, On the effect of External Conditions in the reproduction of Daphnia. American Naturalist, XLIV, 404. **1910.**

VII. **Mac Indoo N. E.**, The Olfactory Sense of the Honey Bee. Journal of Experimental Zoology, XVI, 265. **1914.**

IV. **Maier H. N.**, Beobachtungen über das Hörvermögen der Fische, Allg. Fischereizeitung, XXXIV. **1909.**

VIII, 5. **Majoli Cesare**, Straordinario fenomeno di anticipita trasformazione in farfollo dei verme di seta. Giornale di fisica, chimico, storia naturale del regno italico, V, 399. **1813.**

(Übersetzungen: Stettiner Entom. Zeitung, 392 1872, und Allgemeinen Zeitschrift für Entom., VIII, 27. **1903.**)

VIII, 4. **Malsen H. v.**, Geschlechtsbildende Ursachen und Eibildung des Dinophilus apatris. Archiv für mikroskopische Anatomie, LXIX, 63. **1906.**

VIII, 2. **Mandl L.**, Beiträge zur Kenntnis der Funktion der weiblichen Keimdrüse. Festschrift für Chrobak. **1903.**

IV. **Matula Johann**, Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems bei Insekten. Pflügers Archiv, CXXXVIII, 388. **1911.**

V. — — Korrelative Änderungen der Reflexerregbarkeit. Pflügers Archiv, CLIII, 413. **1913.**

II. **Matzdorff Carl**, Über die Färbung von Idotea tricuspidata Desm., Inaug.-Dissertation. Jena, Fischer. **1882.**

VIII, 2. **Marshall F. H. A.**, On the Effects of Castration and Ovariotomy on Sheep. Proceedings Royal Society, LXXXV. **1912.**

VIII, 2. **Marshall F. H. A.** und **Jolly W. A.**, Contributions to the Physiology of Mammalian Reproduction. II. The Ovary as an Organ of Internal Secretion. Philosophical Transactions Royal Society, London, B, CXCVIII, 123. **1905.**

IX, 1, 3. **Massart J.**, Sensibilité et adaption des organismes à la concentration des solutions salines. Archives de Biologie, IX, 515. **1889.**

VIII, 4. **Maupas E.**, Sur la multiplication et la fécondation de l'Hydatina senta. Comptes rendus Académie Sciences Paris, CXI, 963. **1900.**

VII. **Mayer Paolo**, Sopra certi organi di senso nelle antenne dei Ditteri. Reale Accademia dei Lincei, CCLXXVI. **1878—1879.**

II. **Mayer Paul**, Karzinologische Mitteilungen, VIII, über Farbenwechsel bei Isopoden. Mitteilungen der zoologischen Station Neapel, I. 521. **1879.**

III. **Mayerhofer Franz**, Farbwechselversuche am Hechte, Esox lucius L. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXVIII, 546. **1909.**

V. **Megušar Franz**, Die Regeneration der Coleopteren. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXV, 148. **1908.**

III. — — Experimente über den Farbwechsel der Crustaceen. I. Gelasimus; II. Potamobius; III. Palaemonetes; IV. Palaemon. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIII, 462. **1912.**

VIII, 3. **Meisenheimer Johannes**, Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Exstirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen. Zoologischer Anzeiger, XXXII, 393. **1907.**

VIII, 3. — — Über den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtscharakteren bei den Arthropoden. Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft, 84. **1908.**

VIII, 3. — — Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Schmetterlingen. Naturwissenschaftliche Wochenschrift (2), VIII. **1909.**

VIII, 3. — — Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen. Zoologischer Anzeiger, XXXV, 446. **1910.**

VIII, 2. **Meisenheimer Johannes,** Über die Wirkung von Hoden- und Ovarial substanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des *Frosches.* Zoologischer Anzeiger, XXXVIII, 53. **1911.**

VIII, 2. — — Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. II. Über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei *Fröschen.* Spengel-Festschrift, III. Jena, Fischer. **1912.**

IX, 8. **Mendelssohn,** Journal de Physiologie et Pathologie, IV, 393. **1902.**

VIII, 5. **Meyns R.,** Transplantation embryonaler und jugendlicher Keimdrüsen auf erwachsene Individuen bei Anuren nebst einem Beitrag über Transplantationen geschlechtsreifer Froschhoden. Archiv für mikroskopische Anatomie, LXXIX, Abteilung II, 148. **1912.**

II. **Minkiewicz R.,** Analyse expérimentale de l'instinct de déguisement chez les Brachyures oxyrhynques. Archives Zoologie Expérimentale. VII. Notes et revue, XXVII. **1907.**

VIII, 4. **Mitchell Claude W.,** Sex-determination in Asplachna amphora. Journal of Experimental Zoology, XV, 225. **1913.**

VIII, 4. — — Experimentally induced transitions in the morphological characters of Asplachna amphora Hudson, together with remarks on sexual reproduction. Journal of Experimental Zoology, XV, 91. **1913.**

VIII, 4. **Montgomery Thos. H. jr.,** The Sex-Ratio and Cocooning Habit of an Aranead and the Genesis of Sex-Ratio. Journal of Experimental Zoology, V, 429. **1908.**

VIII, 4. **Mordwilko A.,** Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse.Biologisches Zentralblatt, XXVII. **1907.**

— — XXIX **1909.**

VIII, 4. **Morgan T. H.,** The male and female eggs of *Phylloxerans* of the Hickories. Biological Bulletin, X, 201. **1906.**

VIII, 4. — — The Production of two Kinds of Spermatozoa in *Phylloxerans.* — Functional „female producing“ and Rudimentary Spermatozoa. Proceedings Society Experimental Biology and Medecine, New York, V, 56. **1908.**

VIII, 4. — — Sex-Determination and Parthenogenesis in *Phylloxerans* and Aphids, Science, N. S., XXIX, 234. **1909.**

VIII, 1,4. — — A Biological and Cytological Study of *Sex*-Determination in Phylloxerans and Aphids. Journal of Experimental Zoology, VII, 239. **1909.**

VIII, 4. — — Heredity of Body Color in Drosophila. Journal of Experimental Zoology, XIII. **1912.**

VIII, 4. — — A Modification of the Sex-Ratio and of other Ratios in Drosophila through Linkage. Zeitschrift für Abstammungslehre, VII. **1912.**

VIII, 4. — — The Explanation of a new Sex-Ratio in Drosophila. Science, XXXVI. **1912.**

VIII, 4. **Morgan T. H.,** und **Castell,** Additional data for the study of sex-linked inheritance in Drosophila. Journal of Experimental Zoology, XIV, I. **1913.**

VIII, 3. **Morpurgo B.**, Sulle parabiosi di mammiferi di sesso diverso. Archivio di Fisiologia, VI, 27. **1909.**

VIII, 1. **Moussu**, Recherches sur les fonctions thyreoïdienne et parathyroïdienne. Paris. **1887.**

VIII, 1. — — Effets de la thyroïdectomie chez nos animaux domestiques. Comptes rendus Société Biologie, 271. **1892.**

V. **Munk H.**, Über die Funktionen der Großhirnrinde, Berlin. **1881.**

IV. **Murbach L.**, The static function in Gonionemus. American Journal of Physiology, X, 201. **1903.**

VII. **Nagel W. A.**, Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmacksinn und ihre Organe, mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Bibliotheca Zoologica, XVIII. **1894.**

VIII, 2. **Neumann** und **Vas**, Über den Einfluß der Ovarienpräparate auf den Stoffwechsel. Monatschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie, XV. **1902.**

III. **Newman W. J. H.**, Proceedings Entomological Society of London, L, LI. **1887.**

IV. **Norman W. W.**, Dürfen wir aus den Reaktionen niederer Tiere auf das Vorhandensein von Schmerzempfindungen schließen? Pflügers Archiv, LXVII, 137. **1897.**

V. **Notnagel Hermann**, Über Anpassung und Ausgleichung bei pathologischen Zuständen. Zeitschrift für klinische Medizin, X, 14. **1885.**

VIII, 5. **Nowikoff M.**, Über die Wirkung des Schilddrüsenextraktes und einiger anderer Organstoffe auf Ciliaten. Archiv für Protistenkunde, XI, 309. **1908.**

VIII, 4. **Nußbaum M.**, Die Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde, Bonn. **1892.**

VIII, 4. — — Die Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina senta. Archiv für mikroskopische Anatomie, XLIX. **1897.**

VIII, 2. — — Einfluß des Hodensekrets auf die Entwicklung der Brunstorgane des Laubfrosches. Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde, Bonn, 23. Oktober **1905.**

VIII, 2. — — Über die Abhängigkeit der Sekretion der Drüsen in der Daumenschwüle der Rana fusca vom Nervus cutaneus antebrachii et manus lateralis. Anatomischer Anzeiger, XXX, 578. **1907.**

VIII, 2. — — Über die Beziehungen der Keimdrüsen zu den sekundären Geschlechtscharakteren. Pflügers Archiv, CXXIX, 110. **1909.**

III. **Ogneff J.**, Über Veränderungen in den Organen der Goldfische nach dreijährigem Verbleiben in Finsternis. Biologische Zeitschrift, I, 268, **1910.**

VI. **Oppel Albert**, Über die gestaltliche Anpassung der Blutgefäße unter Berücksichtigung der funktionellen Transplantation. Roux' Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Heft X. Leipzig, Engelmann. **1910.**

IX, 5. **Ostwald Wolfgang**, Zur Theorie des Planktons. Biologisches Zentralblatt, XXII, 596. **1902.**

IX, 5. — — Zur Theorie der Schwebevorgänge sowie der spezifischen Gewichtsbestimmungen, I, II, schwebender Organismen. Pflügers Archiv, XCIV, 251. **1903.**

IX, 5. (— — III. Pflügers Archiv, CXVII, 384. **1907.**)

IX, 5. — — Theoretische Planktonstudien. Zoologische Jahrbücher, Abteilung Syst., und Biologie, XVIII, 1. **1903.**

VIII, 3. **Oudemans J. Th.**, Falter aus kastrierten Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen. Zoologische Jahrbücher, Abteilung Syst., XII, 71. **1898.**

VIII, 3. (= Vlinders uit gecastreerde rupsen, hoe zij er uitzien en hoe zij zich gedragen. Amsterdam. **1898.**)

VIII, 2. **Pocock**, The Effects of Castration on the Horns of the Prong-buck. Proceedings Zoological Society. **1905.**

VIII, 2. **Paechtner**, Kastration und Stoffwechsel. Verhandlungen der Berliner Physiologischen Gesellschaft. **1906.**

VIII, 4., IX. **Papanicolau G.**, Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. Biologisches Zentralblatt, XXX, 430. **1910.**

VIII, 4. — — Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden (Simocephalus vetulus und Moina rectirostris). Biologisches Zentralblatt, XXX. **1910.**

IV. **Parker G. H.**, Structure and Functions of the Ear of the Squeteagne. Bulletin Bureau of Fisheries, XXVIII, 1211. **1908.**

IV. — — Influence of the Eyes, Ears, and other allied Sense Organs on the Movements of the Dogfish, Mustelus canis Mitchill. Bulletin Bureau of Fisheries, XXIX, 43. **1909.**

II. — — The Integumentary Nerves of Fishes as Photoreceptors and their Significance for the Origin of the Vertebrate Eyes. American Journal of Physiology, XXV, 77. **1909.**

VII. — — Olfactory reactions in fishes. Journal of Experimental Zoology, VIII, 535. **1910.**

VII. — — The olfactory reactions of the common killifish, Fundulus heteroclitus L. Journal of Experimental Zoology, X, 1. **1911.**

VII. **Parker G. H.** and **Sheldon, R. E.** The Sense of Smell in Fishes. Bulletin of the Bureau of Fisheries, XXXII (1912, Nr. 775); 35. **1913.**

III. **Parker G. H.** und **Starrat S. A.**, The Effect of Heat on the Color change in the Skin of Anolis carolinensis cuv. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences, XL, 457. **1904.**

II. **Pearse A. S.**, The influence of different color environments on the behavior of certain arthropods. Journal of Animal Behavier, I, 79. **1911.**

VIII, 4. **Peham**, Über Fütterung von Ovarialsubstanz zum Zwecke der Beeinflussung der Geschlechtsbildung. Monatschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie, XXV, Heft 4. **1907.**

VII. **Perris Ed.**, Mémoire sur le siège de l'odorat dans les Articulés. Annales Sciences naturelles (3), XIV, 149. **1850.**

VIII, 4. **Petrunkewitsch Alexander,** Die Richtungskörper und ihre Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zoologische Jahrbücher, XIV (auch Inaug.-Dissertation, Jena, Fischer). **1901.**

VIII, 2. **Pfister,** Beiträge zur Geburtskunde und Gynäkologie, Heft 3, 4. **1901.**

VIII, 2. **Pflüger E.,** Über die das Geschlecht bestimmenden *Ursachen* und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Pflügers Archiv, XXIX, 13. **1882.**

VIII, 4. — — Hat die *Konzentration* des Samens einen Einfluß auf das Geschlecht? Pflügers Archiv, XXIX, 1. **1882.**

VIII, 4. **Phillips John C.,** Size inheritance in ducks. Journal of Experimental Zoology, XII, 369. **1912.**

VIII, 4. — — A further study of size inheritance in ducks with observations on the sex ratio of hybrid ducks. Journal of Experimental Zoology, XVI, 131. **1914.**

VIII, 5. **Pictet A.,** Des Variations des Papillons provenant des changements d'alimentation de leurs chenilles et de l'humidité. Comptes Rendus VI. Congrès international de Zoologie, Genf. **1904.**

IX, 1. **Piéron Henri,** Problème physiologique du sommeil, Paris, Masson. **1912.**

IX, 1. — — Autoreferat: Le Sommeil. Biologica, III, 289. **1913.**

IV. **Piper H.,** Aktionsströme vom Gehörorgan der Fische bei Schallreizung. Zentralblatt für Physiologie, XX, 293. **1906.**

IV. — — Aktionsströme vom Labyrinth der Fische bei Schallreizung. Archiv für Anatomie und Physiologie (Physiologische Abteilung), Supplement, 1. **1910.**

IV. — — Zentralblatt für Physiologie, XXV. **1911.**

VIII, 1. **Plenk Hanns,** Über Änderungen der Zellgröße im Zusammenhange mit dem Körperwachstum der Tiere. Arbeiten der zoologischen Institute Wien, XIX, 247. **1911.**

IX, 3. **Plateau F.,** Recherches physico-chimiques sur les articulés aquatiques. Mémoires courants Académie Belgique, XXXVI. **1871.**

VII. — — Bulletin de la Société entomologique de Belgique, 5. Juni. **1886.**

III. **Pogonowska Irena,** Über den Einfluß chemischer Faktoren auf die Farbveränderung des Feuersalamanders. I. Mitteilung: Einfluß von Kochsalzlösung. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIX, 352. **1914.**

II. **Polimanti Osw.,** Einfluß der Augen und der Bodenbeschaffenheit auf die Farbe der Pleuronektiden. Biologisches Zentralblatt, XXXII, 296. **1912.**

VIII, 2. **Poll H.,** Zur Lehre von den sekundären Sexualcharakteren. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde in Berlin, Nr. 6, 331. **1909.**

VIII, 2. **Poncet,** Influence de la castration sur le développement du squelette. Congrès Association Française, Havre. **1877.**

VIII, 4. **Popoff M.,** Die Gametenbildung und die Konjugation von Carchesium polypinum. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, LXXXIX, 477. **1908.**

II, III. **Pouchet G.**, Des Changements de coloration sous l'influence des Nerfs. Paris. Journal de l'Anatomie et Physiologie, und separat bei Germer Baillière. **1876.**

III. **Poulton E. B.**, An Enquiry into the cause and extent of a Special Colour-Relation between certain exposed Lepidopterous Pupae and the Surfaces which immediately surround them. Philosophical Transactions of Royal Society of London, CLXXIII, B, 311. **1887.**

III. **Poulton Edward Bagnall**, The Colours of Animals their meaning and use. London, Kegan Paul etc., 2d ed. **1890.**

VIII, 5. **Powers J. H.**, The Causes of Acceleration and Retardation in the Metamorphosis of Amblystoma tigrinum: a preliminary report. American Naturalist, XXXVII, 385. **1903,**

V. **Przibram Hans**, Experimentelle Studien über Regeneration. Archiv für Entwicklungsmechanik, XI, 321. **1901.**

V. — — II. Mitteilung: Crustaceen. Archiv für Entwicklungsmechanik, XIII, 507. **1902.**

V. — — Die „Heterochelie“ bei dekapoden Crustaceen, zugleich Exp. Stud. über Reg., III. Mitteilung. Archiv für Entwicklungsmechanik, XIX, 181. **1905.**

V. — — Die „Scherenumkehr“ bei dekapoden Crustaceen, zugleich Exp. Stud. über Reg., IV. Mitteilung. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXV, 266. **1907.**

III. — — Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration unserer europäischen Gottesanbeterin (Mantis religiosa). Archiv für Entwicklungsmechanik, XXIII, 602. **1907.**

VIII, 4. — — Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen, III. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXVIII, 561. **1909.**

VIII, 4. **Punnett R. C.**, Sex determination in Hydatina, with some remarks on parthenogenesis. Proceedings Royal Society, B, LXXVIII, 223. **1906.**

I. **Rádl E.**, Über den Phototropismus einiger Arthropoden. Biologisches Zentralblatt, XXI. **1902.**

I. **Raehlmann E.**, Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Jena, Fischer. **1907.**

VIII, 4. **Rawls Elizabeth**, Sex Ratios in Drosophila ampelophila. Biological Bulletin, XXIV, 115. **1913.**

IX. **Read J. Marison**, The Intra-Uterine Growth-Cycles of the Guinea-Pig. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXV, 708. **1913.**

VIII, 3. **Regen J.**, Kastration und ihre Folgeerscheinungen bei Gryllus campestris, I. Zoologischer Anzeiger, XXXIV, 477. **1909.**

VIII, 3. — — II. Ebenda, XXXV, 427. **1910.**

VIII, 1. **Répin**, Goïtre expérimental. Comptes rendus Société Biologie, LXXI, (Nr. 27). **1911.**

VI. **Revilliod P.**, Influence du régime alimentaire sur la croissance et la structure du tube digestif. Revue suisse de Zoologie, XVI, 241. **1908.**

V. **Ribbert H.**, Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und zur Regeneration. Archiv für Entwicklungsmechanik, I, 69. **1894.**

VIII, 2. — — Über Transplantation von Ovarium, Hoden und Mamma. Archiv für Entwicklungsmechanik, VII, 688. **1898.**

II. **Riley Curtis C. F.**, Responses of Young Toads to Light and Contact. Journal of animal Behavior, III, 179. **1913.**

VII. **Risser Jonathan**, Olfactory Reactions in Amphibians. Journal of Experimental Zoology, XVI, 617. **1914.**

V. **Romanes G. J.** und **Ewart J. C.**, Observations on the Locomotor System of Echinodermata. Philosophical Transactions London, pt. III, 829. **1881.**

VIII, 5. **Romeis B.**, Der Einfluß verschiedenartiger Ernährung auf die Regeneration bei Kaulquappen (Rana esculenta). I. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXVII, 183. **1913.**

V. **Rörig Adolf**, Über Geweihentwickelung und Geweihbildung, II. Abschnitt: Die Geweihentwickelung in histologischer und histogenetischer Hinsicht. Archiv für Entwicklungsmechanik, X, 618. **1900.**

V. — — Über Geweihentwickelung und Geweihbildung, IV. Abschnitt: Abnorme Geweihbildungen und ihre Ursachen. Archiv für Entwicklungsmechanik, XI, 225. **1901.**

VI. **Roux Wilhelm**, Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen, I. Funktionelle Anpassung. Leipzig, Engelmann. **1895.**

VI. **Rudkoff M.**, Einfluß der Nahrung auf die Größe und Form des Verdauungsapparates. Petersburg [russisch]. **1882.**
(Zitiert nach Babák, 1910.)

VIII, 4. **Russo Achille**, Studien über die Bestimmung des weiblichen Geschlechets. Jena, Fischer. **1909.**

IX, 1. **Sachs Hans**, Antigene tierischen Ursprungs. Handbuch der Technik und Methodik der Immunitätsforschung, I. Jena, 248. **1908.**

IX, 1. **Sano Torata**, Über die Entgiftung von Strychnin und Kokain durch das Rückenmark. Pflügers Archiv, CXX, 367. **1907.**

IX, 1. — — Über das entgiftende Vermögen einzelner Gehirnabschnitte gegenüber dem Strychnin. Pflügers Archiv, CXXIV, 369. **1908.**

VIII, 5. **Sarteschi**, La sindrome epifiserice e Macrogenitosomia precoce. Pathologica, Nr. 122. **1913.**

VII. **Schaeffer Asa Arthur**, Selection of food in stentor coeruleus Ehr., Journal of Experimental Zoology, VIII, 75. **1910.**

VIII, 4. **Scharfenberg U. v.**, Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von Daphnia magna. Internationale Revue gesamter Hydrobiologie und Hydrographie, Suppl. **1910.**

VI. **Schepelmann Emil**, Über die gestaltende Wirkung verschiedener Ernährung auf die Organe der Gans, insbesondere über die funktionelle Anpassung an die Nahrung, I. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXI, 500. **1906.**
II. XXIII, 183. **1907.**

VIII, 2. **Scherbak A. L.**, Versuche über innere Sekretion der Brustdrüse. Wiener klinische Wochenschrift, Nr. 5. **1912.**

VIII, 5. **Schiller Ignaz**, Vorversuche zu der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIV, 461. **1912.**

III. **Schleip Waldemar**, Der Farbwechsel von Dixippus morosus (Phasmidae). Zoologische Jahrbücher, XXX, 1. **1910.**

VIII, 4. **Schmankewitsch W. J.**, Über das Verhältnis der Artemia salina zur Artemia Mühlhausenii und dem Genus Branchipus. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, XXV, Suppl., 103. **1875.**

VIII, 4. **Schultz E.**, Über Reduktionen, II. Über Hungererscheinungen bei Hydra fusca. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXI, 703. **1906.**

IX. — — Über Reduktionen. III. Die Reduktion und Regeneration des abgeschnittenen Kiemenkorbes von Clavellina lepadiformis. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXIV, 503. **1907.**

VIII, 2. **Schultz Walther**, Über Ovarienverpflanzung. Monatsschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie. **1902.**

VIII, 3. — — Über Ovarienverpflanzung. Inaug.-Dissertation, Königsberg. Berlin, S. Karger. **1902.**

VIII, 3. — — Verpflanzungen der Eierstöcke auf fremde Spezies, Varietäten und Männchen. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXIX, 79. **1910.**

VIII, 4. **Schultze Oskar**, Zur Frage der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Archiv für mikroskopische Anatomie, LXIII, 197. **1903.**

II. **Šećerov Slavko**, Farbwechselversuche an der Bartgrundel, Nemachilus barbatula L. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXVIII, 627. **1909.**

III. — — Die Umwelt des Keimplasmas. II. Der Lichtgenuß im *Salamandra*körper. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIII, 682. **1912.**

III. — — Die Umwelt des Keimplasmas. IV. Der Lichtgenuß im *Lacerta*körper. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIV, 742. **1912.**

III. — — Über das Farbkleid von Feuersalamandern, deren Larven auf gelbem oder schwarzem Untergrunde gezogen waren. Verhandlungen der serbischen Akademie der Wissenschaften [*serbisch*]. **1912.**

IV. **Selionyi G. P.**, Contribution to the study of the reactions of the dog to auditory stimuli, St. Petersburg. **1907.**

VIII, 2. **Sellheim H.**, Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Beiträge zur Geburtshilfe und Gynäkologie, I (Nr. 2). **1898.**

VIII, 2. **Shattock** und **Seligmann**, Observations upon the acquirement of secondary Sexual characters indicating the formation of an Internal Secretion by the Testicle. Proceeding Royal Society, LXXIII. **1904.**

VII. **Sheldon Ralph E.**, The sense of smell in Selachians. Journal of Experimental Zoology, IX, 51. **1911.**

IV. **Shepherd W. T.**, On Sound Discrimination by Cats. Journal of Animal Behavior, IV, 70. **1914.**

VIII, 2. Sherrington, The Integrative Action of the Nervous System, London. **1906.**

VIII, 4. Shull Aaron Franklin, Studies in the life cycle of Hydatina senta. I. Artificial control of the transition from the parthenogenetic to the sexual method of reproduction. Journal of Experimental Zoology, VIII, 311. **1910.**

VIII, 4. — — Artificial production of the Parthenogenetic and Sexual Phases of the life Cycle of Hydatina senta. American Naturalist, XLIV, 146. **1910.**

VIII, 4. — — Studies in the life cycle of Hydatina senta. II. The rôle of temperature, of the chemical composition of the medium, and of internal factors upon the ratio of parthenogenetic to sexual forms. Journal of Experimental Zoology, X, 117. **1911.**

VIII, 4. — — Studies in the life cycle of Hydatina senta. III. Internal Factors influencing the proportion of male-producers. Journal of Experimental Zoology, XII, 283. **1912.**

VIII, 4. — — Inheritance of egg characters and of the sex-ratio in Hydatina senta. Journal of Experimental Zoology, XV, 49. **1913.**

VIII, 4. Siebold C. T. E. v., Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Leipzig, Engelmann. **1856.**

IX, 5. Siedlecki, Michael, Yawa; Warszawa-Kraków, J. Mortkowicz. **1912.**

VIII, 2. Simmonds M., Über die Einwirkung von Röntgenstrahlen auf die Hoden. Fortschritte auf dem Gebiete der Röntgenstrahlen, XIV. **1909/10.**

VIII, 3. Smith Geoffrey, Rhizocephala. Flora und Fauna des Golfes von Neapel, XXIX. **1906.**

VIII, 3. — — Studies in the Experimental Analysis of Sex.
1. On Mendelian Theories of Sex.
2. On the Correlation between Primary and Secondary Sexual characters.
Quarterly Journal of Microscopical Science, LIV, part 4, 577 (resp. 590). **1910.**

VIII, 2, 3. — — 3. Further Observations on Parasitic Castration. Quarterly Journal of Microscopical Science, LV, part 2, 225. **1910.**

VIII, 2, 3. — — 4. On a Case of Parasitic Castration in a Vertebrate.
Quarterly Journal of Microscopical Science, 237. **1910.**

VIII, 2. — — 5. On the Effects of Testis-extract Injections upon Fowls.
Quarterly Journal of microscopical Science, LVI, part 3, 591. **1911.**

VIII, 2. — — 6. On the cause of the Fluctuations in Growth of the Fowl's Comb.
Quartely Journal of Microscopical Science, LVII, part 1, 45. **1911.**

VIII, 3. — — 7. Sexual Changes in the Blood and Liver of Carcinus maenas.
Quarterly Journal of Microscopical Science, LVII, part 2, 251. **1911.**

VIII, 2. **Smith G.** und **Schuster E.**, Studies in the Experimental Analysis of Sex. 8. On the Effects of the Removal and Transplantation of the Gonad in the Frog (Rana fusca). Quarterly Journal of Microscopial Science, LXII, part. 4, 439. **1912.**

(**Smith G.**, Studies in the Experimental Analysis of Sex. 9. On Spermatogenesis and the Formation of Giant Spermatozoa in Hybrid Pigeons. Quarterly Journal of Microscopical Science, LVIII, part 1. **1912.**)

VIII, 2. — — On the Effect of Castration on the Thumb of the Frog. Zoologischer Anzeiger, XLI, Nr. 13. **1913.**

II. **Sollaud E.**, Rôle du système nerveux dans les changements de coloration chez la grenouille. Comptes rendus Paris, 21. Sept. **1908.**

VIII, 5. **Sorokina M.**, Über Synchronismus der Zellteilungen. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXV, 30. **1912.**

II. **Spaeth R. A.**, The physiology of the chromatophores of fishes. Journal of Experimental Zoology, XV, 527. **1913.**

VIII, 2. **Starling**, The Chemical Coordination of the Activities of the Body. Science Progress, I, April. **1907.**

III. **Steinach Eugen**, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. Pflügers Archiv, XLVII, 328. II. Mitteilung; Über die direkte motorische Wirkung des Lichtes auf den Sphincter pupillae bei Amphibien und Fischen usw. Pflügers Archiv, LII, 495. **1892.**

VIII, 2. — — Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, I—III. Pflügers Archiv, LVI, 304. **1894.**

III. — — Studien über die Hautfärbung und über den Farbenwechsel der Cephalopoden. Pflügers Archiv, LXXXVII, 1. **1901.**

IX, 7. — — Die Summation einzeln unwirksamer Reize als allgemeine Lebenserscheinung [I.] Pflügers Archiv, CXXV, 239. **1908.**

— — II. Pflügers Archiv, CXXV, 290. **1908.**

VIII, 2. — — Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen.
I. Präexistente und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale.
II. Über die Entstehung des Umklammerungsreflexes bei Fröschen.
III. Entwicklung der vollen Männlichkeit in funktioneller und somatischer Beziehung bei Säugern als Sonderwirkung des inneren Hodensekretes. Zentralblatt für Physiologie, XXIV. **1910.**

VIII, 3. — — Umstimmung des Geschlechtscharakters bei Säugetieren durch Austausch der Pubertätsdrüsen. Zentralblatt für Physiologie, XXV. **1911.**

VIII, 3. — — Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. Pflügers Archiv für gesamte Physiologie, CXLIV, 71. **1912.**

VIII, 3. **Steinach Eugen**, Feminierung von Männchen, Maskulierung von Weibchen. Zentralblatt für Physiologie, XXVII. 1913.

IV. **Steiner J.**, Sur la fonction des canaux semicirculaires. Comptes rendus Académie Sciences Paris, CIV, 1116. 1887.

II. **Stevens H. C.**, Acquired specific reactions to color (Chromotropism) in Oregonia gracilis. Journal of Animal Behavior, III, 149. 1912.

VIII, 1. **Stilling H.**, Zur Anatomie der Nebennieren. Virchows Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und klinische Medizin CIX, 324. 1887.

VIII, 1. — — Note sur l'hypertrophie compensatrice des capsules surrénales Revue méd., IX, ebenda, 459. 1888.

VIII, 1. — — Über kompensatorische Hypertrophie der Nebennieren, ebenda CXVIII. 1889.

VIII. — — Quelques expériences nouvelles sur la maladie d'Addison. Révue méd., X. 1890.

VIII, 4. **Strohl Hans**, Die Biologie von Polyphemus pediculus und die Generationszyklen der Cladoceren. Zoologischer Anzeiger, XXXII. 1907.

VIII, 4. — — Polyphemusbiologie, Cladocereneier und Kernplasmarelation. Internationale Revue der Hydrobiologie und Hydrographie, I, 821. 1908.

III. **Stobbe H.**, Phototropie-Erscheinungen bei Fulgiden und anderen Stoffen. Liebigs Annalen der Chemie, CCCLIX, 1. 1908.

VIII, 2. **Stotsenburg J. M.**, On the Growth of the Albino Rat (Mus norvegicus var. albus) after Castration. (Proceedings Association American Anatomists). Anatomical Record, III, 233. 1909.

VIII, 2, V. — — The Effect of Spaying and Semi-Spaying Young Albino Rats (Mus Norvegicus Albinus) on the Growth in Body Weight and Body Length. The Anatomical Record, VII, 183. 1913.

VIII, 4. **Sturtevant A. K.**, Another sex-limited character in fowls. Science, N. S. XXIII, 337. 1911.

VIII, 4. — — An experiment dealing with sex-linkage in fowls. Journal of experimental Zoology, XII, 499. 1912.

VIII, 4. — — The Himalayan *Rabbit* Case, with some considerations on Multiple Allelomorphs. American Naturalist, XLVII, 234. 1913.

VIII, 4. — — A third group of linked genes in *Drosophila* ampelophila. Science (N. S.), XXXVII, 990. 1913.

VIII, 4. — — Linkage in the Silkworm-moth. American Naturalist, XLVIII, 315. 1914.

II. **Sumner Francis B.**, The Adjustment of Flatfishes to Various Backgrounds. Journal of Experimental Zoology, X, 409. 1911.

VIII, 2. **Tandler J.** und **Grosz S.**, Untersuchungen an Skopzen. Wiener klinische Wochenschrift, XXI, Nr. 9. . 1908.

VIII, 2. — — Über den Einfluß der Kastration auf den Organismus. Vortrag in der Gesellschaft der Ärzte in Wien. Wiener klinische Wochenschrift. 1908.

VIII, 2. — — Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin, Springer. 104. 1913.

VIII, 2. **Tandler J.** und **Keller K.**, Über den Einfluß der Kastration auf den Organismus. IV. Die Körperform der weiblichen Frühkastraten des Rindes. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXI, 289. **1911.**

VIII, 4. **Tanaka Y.**, Gametic Coupling and Repulsion in Silkworms. Journal of the college of Agriculture Tohoku Imperial University Sapporo, Japan, V, part V, 115. **1913.**

VIII, 4. **Thomsen E.**, Die Differenzierung des Geschlechtes und das Verhältnis der Geschlechter beim Hühnchen. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXI, 512. **1911.**

VIII, 4. **Thumm Joh.**, Geschlechtsbestimmung bei Süßwasserfischen. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, I, 419. **1908.**

VIII, 5. **Tornier G.**, Nachweis über das Entstehen von Albinismus, Melanismus und Neotenie bei Fröschen. Zoologischer Anzeiger, XXXII, 284. **1907.**

IX, 8. **Transehe Nikolai v.**, Studien über Temperaturwirkungen auf Daphnia magna, mit besonderer Berücksichtigung der Anpassungserscheinungen. Inaugural-Dissertation, Leipzig. (Auch Pflügers Archiv.) **1913.**

VIII, 4. **Treat Mary**, Controlling Sex in Butterflies. American Naturalist, VII. **1873.**

VIII, 4. — — The Journal of Hygiene and Herald of Health, Nr. 5, New York. **1898.**

IV. **Trendelenburg W.** und **Kühn A.**, Vergleichende Untersuchungen zur Physiologie des Ohrlabyrinths der Reptilien. Archiv für Anatomie und Physiologie. Physiologische Abteilung, 160. **1908.**

VI. **Triepel Hermann**, Die trajektoriellen Strukturen. Wiesbaden, Bergmann. **1908.**

VII. **Uffeln K.**, Witterungsvermögen der Hirschkäfer. Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie, X, 72. **1914.**

VIII, 5. **Uhlenhuth Eduard**, Die Transplantation des Amphibienauges. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIII. **1912.**

VIII, 5. — — Die synchrone Metamorphose transplantierter Salamanderaugen. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXVI. **1913.**

VIII, 5. — — Der Einfluß des Wirtes auf das transplantierte Amphibienauge. Archiv für vergleichende Ophthalmologie, III. **1913.**

IV. **Usiewitsch M.**, A physiological Investigation of the Auditory Capacity of the Dog. Bulletin St. Petersburg Military Medical Academy, XXIV, 484; XXV, 872 [russisch]. **1912.**
(Referat von S. Morgulis in englischer Sprache: Journal of Animal Behavior, IV, 142. **1914.**)

I. **Valenta Eduard**, Die Photographie in natürlichen Farben mit besonderer Berücksichtigung des Lippmannschen Verfahrens. Halle a. S., W. Knapp. **1894.**

IX, 3. **Varigny H. de**, Beitrag zum Studium des Einflusses des süßen Wassers auf die Seetiere. Zentralblatt für Physiologie, I, 566. **1888.**

VIII, 1. **Velich A.**, Über die Folgen der einseitigen Exstirpation der Nebenniere. Wiener klinische Rundschau. **1897.**

VIII, 2. **Villemin**, Sur la régeneration de la glande séminale après destruction par les rayons X. Comptes rendus Société Biologie Paris, I, 1076 (auch C. R. Ac. Paris, März). **1906, 1907.**

VIII, 2. **Vilmont J.**, Traité de Phrénologie humaine et comparée. 2 Bände, Paris. **1835.**

VIII, 5. **Wachs H.**, Neue Versuche zur Wolffschen Linsenregeneration. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXIX, 384. **1914.**

VIII, 2. **Walker C. E.**, The Influence of the Testis upon the Secondary Sexual Characters of Fowls. Proceedings Royal Society Medecine, I. **1908.**

VIII, 1. **Walter F. K.**, Über den Einfluß der Schilddrüse auf die Regeneration des peripheren markhaltigen Nerven. Deutsche Zeitschrift für Nervenheilkunde, XXXVIII, 1. **1909.**

VIII. — — Schilddrüse und Regeneration. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXX, 91. **1910.**

IX. **Warren E.**, An Observation on Inheritance in Parthenogenesis. Procedings Royal Society, LXV, 154. **1899.**

IX. — — Variation and Inheritance in the Parthenogenetic generations of the Aphis Hyalopterus trichodus, Biometrika, I, 129. **1902.**

I. **Washburn M. F.** und **Abbott Edwina**, Experiments on the brightness value of red for the light-adapted eye of the rabbit. Journal of animal behavior, II, 145. **1912.**

I. **Watson John B.** und **Watson Mary J.**, A study of the responses of rodents to monochromatic light. Journal of animal behavior, III, 1. **1913.**

III. **Weale Mansel**, Transactions Entomological Society London, 271, 275. **1877.**

VIII, 5. **Weigl R.**, Über homöoplastische und heteroplastische Hauttransplantation bei Amphibien mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXXVI, 595. **1913.**

III. **Weindl Theodor**, Pigmententstehung auf Grund vorgebildeter Tyrosinasen. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXIII, 632. **1907.**

IX, 8. **Weismann August**, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoïden, Leipzig. **1876—1879.**

IX. — — Aufsätze über Vererbung. **1892.**

VIII, 3, **Wheeler William Morton**, The effects of parasitic and other kinds of castration in insects. Journal of Experimental Zoology, VIII, 377. **1910.**

VIII, 4. **Whitney D. D.**, The Influence of External Factors in Causing the Development of Sexual Organs in Hydra viridis. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXIV, 524. **1907.**

VIII, 4. — — Determination of Sex in Hydatina senta. Journal of Experimental Zoology, V, 1. **1908.**

VIII, 4. — — The Effect of a Centrifugal Force upon the Development and Sex of Parthenogenetic Eggs of Hydatina Senta. Journal of Experimental Zoology, VI, 125. **1909.**

VIII, 4. **Whitney D. D.**, The influence of External conditions upon the life cycle of Hydatina senta. Science, N. S., XXXII, 345. **1910.**

IX. — — Reinvigoration produced by cross fertilization in Hydatina senta. Journal of Experimental Zoology, XII, 237. **1912.**

VIII, 1. **Wiesel J.**, Über Kompensationshypertrophie der akzessorischen Nebennieren bei der Ratte. Zentralblatt für Physiologie, XII, 780. **1899.**

VII. **Will F.**, Das Geschmacksorgan der Insekten. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, XLII. **1885.**

VIII, 1. **Wilms M.**, Experimentelle Erzeugung und Ursache des Kropfes. Deutsche medizinische Wochenschrift (Nr. 13). **1910.**

IV. **Winterstein H.**, Über Reaktionen auf Schallreize bei Tieren ohne Gehörorgane. Zentralblatt für Physiologie, XXII, 759. **1909.**

IV. **Wittmaack**, Eine neue Stütze der Helmholtzschen Resonanztheorie Pflügers Archiv, CXX, 249. **1907.**

VII. **Wolff O. J. B.**, Über das Geruchsorgan der Biene. Nova Acta der kaiserl. Leopold. Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher. **1875.**

VIII, 4. **Woltereck R.**, Weitere experimentelle Untersuchungen über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft, 110. **1909.**

VIII, 4. — — Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, IV, 91. **1911.**

VIII, 4. — — Beitrag zur Analyse der Vererbung erworbener Eigenschaften: Transmutation und Präinduktion bei Daphnia. Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft, 142. **1911.**

VIII, 5. **Woltersdorff Willy**, Über Neotenie der Batrachier. Der zoologische Garten, XXXVII, 327. **1896.**

IX. **Woodruff Lorand Loss**, The Life Cycle of Paramecium when subjected to a varied environment. American Naturalist, XLII, 520. **1908.**

IX. — — Further Studies on the Life Cycle of Paramecium. Biological Bulletin, XVII, 287. **1909.**

IX. — — The Effect of Excretion Products of Paramecium on its Rate of Reproduction. Journal of Experimental Zoology, X, 557. **1911.**

IX. — — Two Thousand Generations of Paramaecium. Archiv für Protistenkunde, XXI, 263. **1911.**

IX. — — Evidence on the *Adaptation* of Paramaecia to different environments. Biological Bulletin, XXII, 60. **1911.**

IX. — — A Five-Year pedigreed race of Paramaecium witho ut conjugation. Proceedings Society Experimental Biology and Medecine, New York, IX, 121. **1912.**

IX. — — Dreitausend und dreihundert Generationen von Paramaecium ohne Konjugation oder künstliche Reizung. Biologisches Zentralblatt, XXXIII. **1913.**

IX. — — Cell size, nuclear size and the nucleo-cytoplasmic relation during the life of a pedigreed race of Oxytricha fallax. Journal of Experimental Zoology, XV, 1. **1913.**

IX. **Woodruff Lorand Loss**, On so-called conjugating and non-conjugating races of Paramaecium. Journal of Experimental Zoology, XVI, 237. **1914.**

IX. **Woodruff L. L.** und **Baitsell G. A.**, The Reproduction of Paramaecium Aurelia in a „constant“ Culture Medium of Beefextract. Journal of Experimental Zoology, XI, 135. **1911.**

IX. — — Rhythms in the Reproductive Activity of Infusoria. Journal of Experimental Zoology, XI, 339. **1911.**

IV. **Yerkes R. M.**, The instincts, habits and reactions of the frog. Harvard Phsychological Studies, I, 634. **1903.**

IV. — — The sense of hearing in frogs. Journal Comparative Neurology and Psychology, XV, 279. **1905.**

IV. — — Bahnung und Hemmung der Reaktion auf taktile Reize durch akustische Reize beim Frosche. Pflügers Archiv, CVII. **1905.**

IV. **Yerkes R. M.** und **S. Morgulis**, The Method of Pawlow in Animal Psychology. Psychological Bulletin, VI, 257. **1909.**

IV. **Yoshi**, Experimentelle Untersuchungen über die Schädigung des Gehörorgans durch Schalleinwirkung. Zeitschrift für Ohrenheilkunde, LVIII, 201. **1909.**

VIII, 4. **Yung E.**, De l'influence de la nature des aliments sur la sexualité. Comptes rendus de Academie Sciences, Paris, XCIII, 854. **1881.**

IX, 3. — — De l'influence des variations du milieu physico-chimique sur le développement des animaux. Archives Sciences physiques et naturelles (3), XIV, 502. **1885.**

VI. — — De l'influence du régime alimentaire sur la longueur de l'intestin. Comptes rendus Academie Sciences, Paris (7. November). **1904.**

V. **Zeleny Charles**, Compensatory Regulation. Journal of Experimental Zoology, II, 1. **1905.**

I. **Zenker**, Archiv für mikroskopische Anatomie, II. **1867.**

IV. **Zenneck**, Reagieren die Fische auf Töne? Pflügers Archiv, XCV. **1903.**

IX, 3. **Zuelzer Margarete**, Über den Einfluß des Meerwassers auf die pulsierende Vakuole. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde Berlin, Nr. 4. **1907.**

V. — — Über den Einfluß der Regeneration auf die Wachstumsgeschwindigkeit von Asellus aquaticus. Archiv für Entwicklungsmechanik, XXV, 361. **1908.**

Register.

TAFEL I.

Licht- und Farbunterscheidung (Photorezeption).

(Die Richtung des einfallenden Lichtes ist in den Figuren 1, 2, 3, 7, 9 von links, 4, 5, 8, 10 senkrecht auf die Papierfläche gedacht.)

Fig. 1. Auge des Menschen (oder eines andern Säugetieres oder Lurches); Schema der hauptsächlichsten für die Sehfunktion in Betracht kommenden Teile.
Gelb = Netzhaut und Nerv (*o*). (Nach Helmholtz.)

Fig. 1*a*. Retinaausschnitt aus dem dunkel-,

Fig. 1*b*. aus dem helladaptierten Auge des Frosches. (Nach Genderen Stort.)

Fig. 2. Schema einer farbenphotographischen Kamera als Modell („Organprojektion") der Augenfunktionen.

Fig. 2*a*. Schema der Ausscheidung von Silberteilchen (gelb) in den Schwingungsbäuchen stehender Lichtwellen, welche eine mit Spiegelbelag versehene Silberchlorürplatte erfährt. (Nach Zenker, Lippmann und Valenta kombiniert.)

Fig. 3. Rote und gelbe Ölkugeln in der Netzhaut des Huhnes. (Kombiniertes Schema nach Zeichnungen von Heß.)

Fig. 4. Reiskörner in einem Spektrum werden von Hühnern nur von Rot bis Blaugrün aufgepickt. (Nach Heß.)

Fig. 5. Jungfische (Atherina) häufen sich im Spektrum in Gelbgrün bis Grün an. (Nach Heß.)

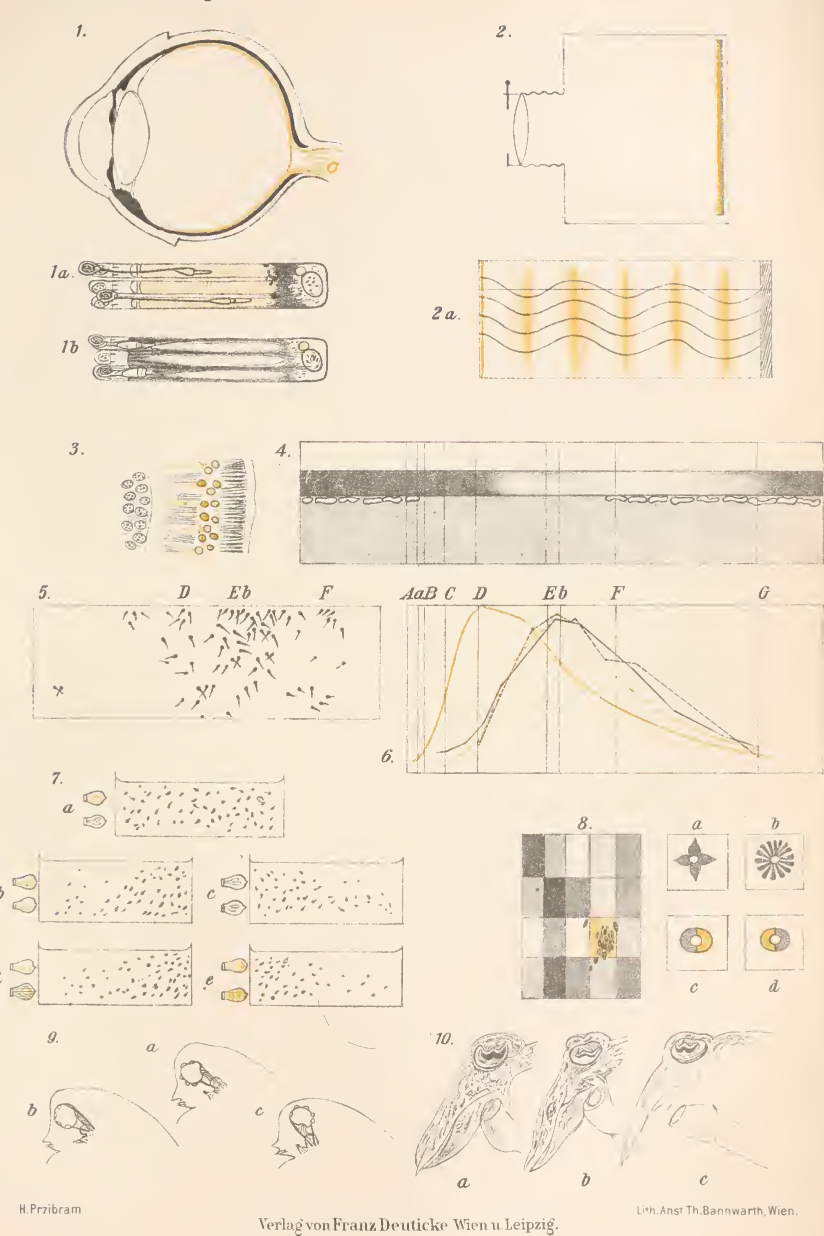
Fig. 6. Kurven der relativen Helligkeit des Spektrums für das total farbenblinde (—), das dunkeladaptierte Menschenauge (— — —) (nach Hering), die niederen Tiere einschließlich der Fische (gelb — — —) und das helladaptierte Menschen- oder Froschauge (gelb —) (nach Heß).

Fig. 7. Negativierung der diffus verteilten Daphnien (*a*) durch Intensitätssteigerung des Lichtes (*b*) oder Blauscheibe (*d*). Positivierung der Daphnien durch Intensitätssenkung des Lichtes (*c*) oder Rotgelbscheibe (*e*). (Nach von Frisch und Kupelwieser.)

Fig. 8. Bienen sammeln sich nach Dressur auf gelbgefärbtem Rechteck; *a b* und *c d* von Bienen unterscheidbare Figuren. (Nach v. Frisch.)

Fig. 9. Augenstellung der Daphnien, *a* bei normalem Lichte, *b* bei Intensitätssteigerung (oder Blau), *c* bei Intensitätssenkung (oder Rot). (Nach Rádl, v. Frisch und Kupelwieser.)

Fig. 10. Pupillarreaktion von Sepien in Orange (*a*), Gelbgrün (*b*) und Blau (*c*). (Nach Heß.)



H. Przibram

Lith. Anst. Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke Wien u. Leipzig.

TAFEL II.

Licht- und Farbwechsel (Photokorrelation).

Fig. 1. Idothea tricuspidata. (Nach Matzdorff.)

Fig. 2. Hippolyte varians, Chromosomenverteilung. (Nach Keeble und Gamble).

Fig. 3. Palaemon, *a* Scherenenden mit kontrahierten, *b* mit expandierten Chromatophoren (nach A. Fröhlich); *c* ganzer Krebs von oben auf lichtem, *d* auf spiegelndem, *e* auf dunklem Grunde (nach Pouchet und A. Fröhlich); *f* P. treillianus, nach Blendung auf beliebigem Grunde (nach A. Fröhlich).

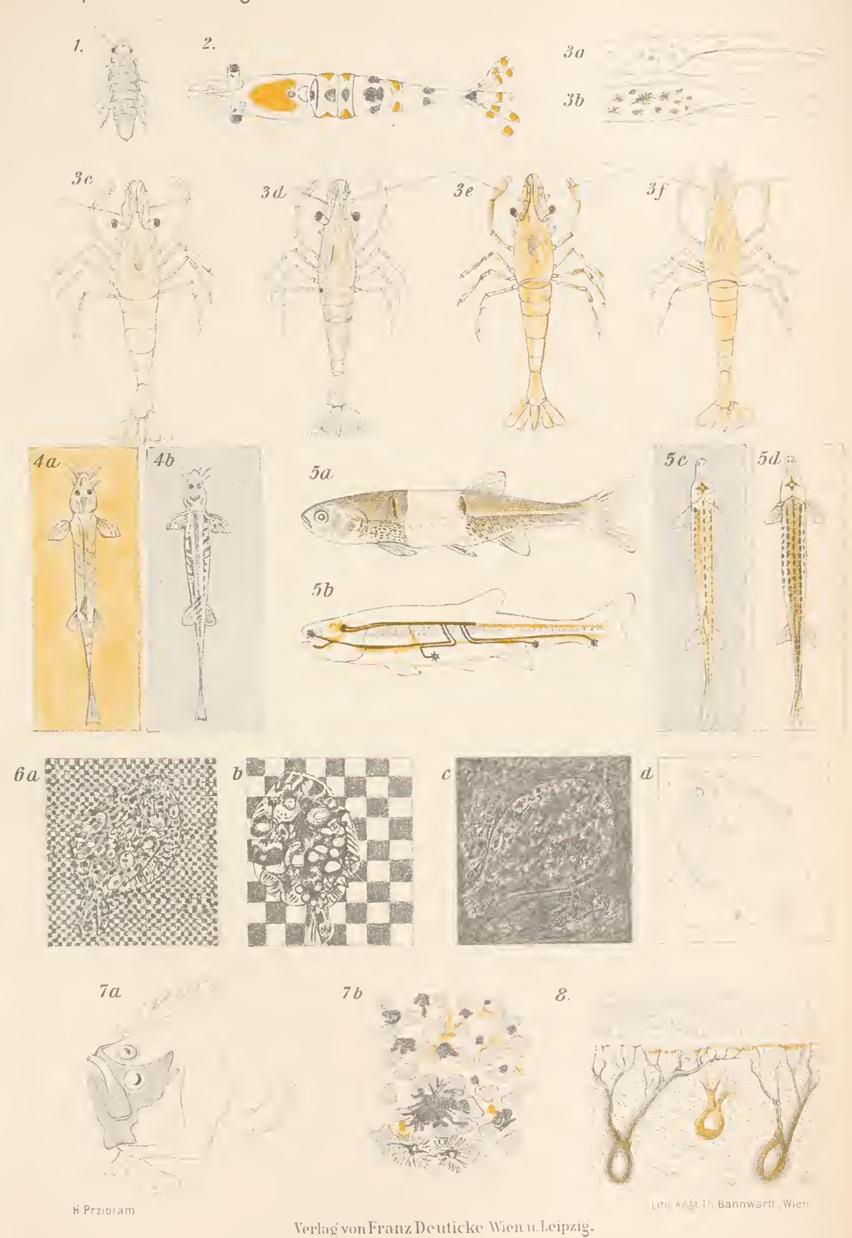
Fig. 4. Nemachilus barbatula, Bartgrundel, *a* auf orangefarbigem, *b* auf schwarzem Grunde. (Nach Šećerov.)

Fig. 5. Phoxinus laevis, Pfrille, *a* von der linken Seite nach Durchschneidung des Sympathicus an zwei Stellen, postmortale Aufhellung; *b* Zentren der Farbwechselerregung (schwarz, sonstige Nerven gelb), *c* geblendete Pfrille von oben im Dunkeln, *d* dieselbe ans Licht gebracht nach einer Minute. (Nach v. Frisch.)

Fig. 6. Rhomboidichthys podas, ein Plattfisch, von oben, Farbverteilung auf verschieden gemustertem Grunde *a—d*. (Nach Sumner.)

Fig. 7. Rhombus maximus, Turbot, *a* Kopf und Vorderrumpf von der linken Seite, mit Chromatophorenlähmung nach Durchschneidung des Trigeminus, *b* Stück Haut mit Chromatophoren. (Nach Pouchet.)

Fig. 8. Chamaeleo vulgaris, Schnitt durch die Haut des Chamaeleons mit den Chromatophoren. (Nach Pouchet.)



H Przibram

Lith. Anst. Th. Bannwarth, Wien

Verlag von Franz Deuticke Wien u. Leipzig.

TAFEL III.

Licht- und Farbanpassung (Photoadaptation).

Fig. 1. Papilio nireus, Puppe einer südafrikanischen Schwalbenschwanzart in *a* dunkler, *b* lichter Umgebung befestigt. (Nach Barber.)

Fig. 2. Eriogaster lanestris, Wollafter, Kokon in *a* dunkler, *b* lichter Umgebung gesponnen. (Nach Newman.)

Fig. 3. Vanessa urticae, Kleiner Fuchs, Puppe auf *a* dunklem, *b* hellem Untergrunde befestigt. (Nach Poulton.)

Fig. 4. Amphidasis betularia, Birkenspanner, Raupe auf *a* dunklen, *b* hellen Zweigen. (Nach Poulton.)

Fig. 5. Potamobius fluviatilis, Flußkrebs, von oben, *a* normale Färbung *b* Ansammlung von Pigment im finstergehaltenen, *c* Abwurf des Pigments im finstergehaltenen mit der Häutung, *d* geblendeter Krebs. (Nach Megušar.)

Fig. 6. Eledone moschata, Moschuskrake, postmortale Dunkelfärbung der einen (rechten) Körperhälfte am Lichte nach Durchschneidung des rechten „Stellar"-Nerven. (Nach Fuchs.)

Fig. 7. Sepia officinalis, Tintenfisch, von unten, geöffnet, gelb die Stellarnerven. (Nach Bauer.)

Fig. 7 *a*—*c*. Bildung der Sepia in der Epruvette durch Zusatz von Tyrosin zum tyrosinasehältigen Preßsaft des Tintenbeutels. (Originalzeichnung.)

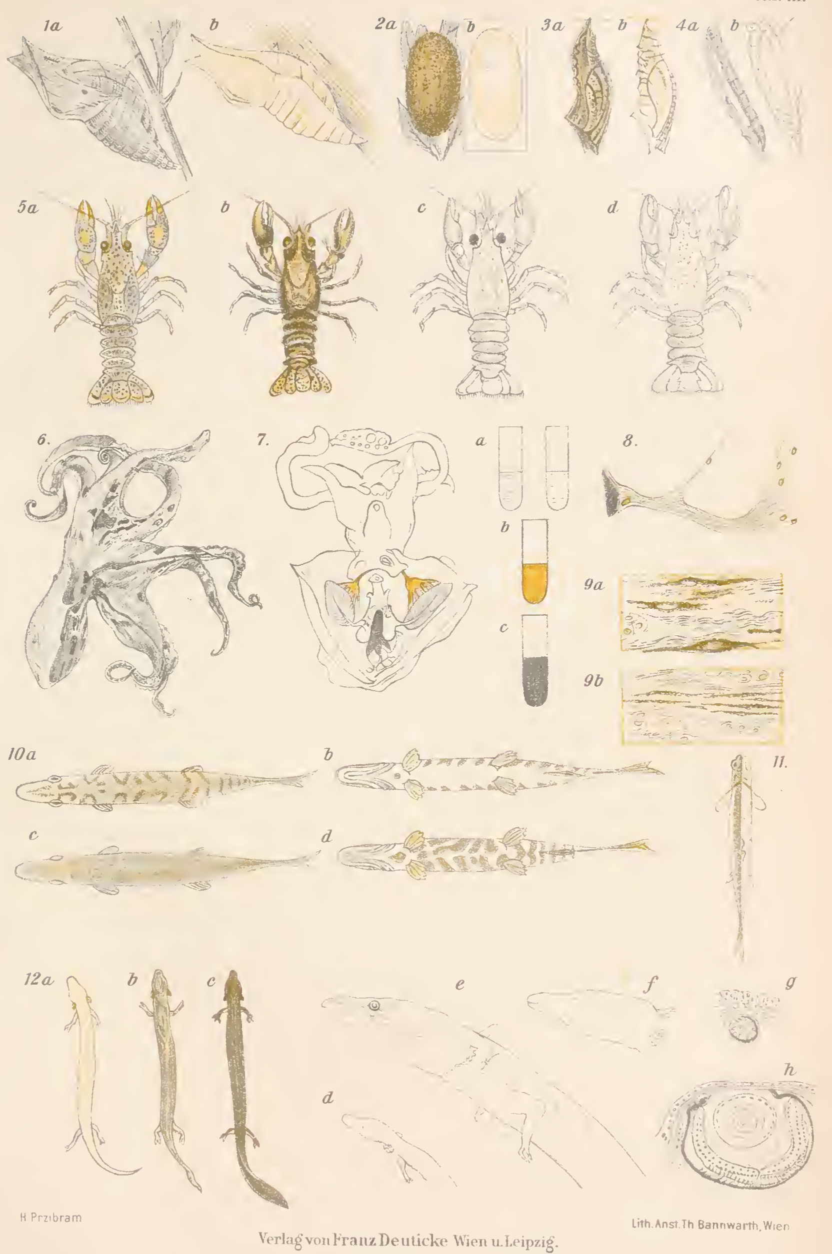
Fig. 8. Sepiola Rondeleti, Chromatophor, welcher mit Radiärfasern einerseits an kernhaltigen Muskelfasern, anderseits sich aufspaltend im Epithel inserieren. (Nach Steinach.)

Fig. 9. Anguilla fluviatilis, Aal, *a* Flachschnittpartie aus dem Sphincter pupillae eines belichtet fixierten Auges mit kontrahierten Muskelfasern, *b* eines nicht belichtet fixierten Auges mit erschlafften Muskelfasern. (Nach Steinach.)

Fig. 10. Esox lucius, Hecht, *a* normale Färbung von oben, *b* von unten, *c* geblendeter Fisch von oben, *d* von unten. (Nach Mayerhofer.)

Fig. 11. Salmo fario, Forelle, von oben, rechts geblendet. (Nach v. Frisch.)

Fig. 12. Proteus anguinus, Grottenolm, *a* normale Färbung, *b* lichtgehaltenes Weibchen, *c* lichtgehaltenes Männchen, alle drei von oben; *d* Vorderteil eines neugeborenen Grottenolmes mit dem punktförmigen Auge, *e* eines lichtgehaltenen, *f* eines dunkelgehaltenen = normalen Olmes, alle drei von der linken Seite; *g* Längsschnitt durch ein normales, rudimentäres, *h* durch ein „Licht"-Auge des Olmes. (Nach Kammerer.)



H Przibram

Lith. Anst. Th Bannwarth, Wien

Verlag von Franz Deuticke Wien u. Leipzig.

TAFEL IV.

Schall- und Erschütterungsunterscheidung (Mechanorezeption).

Fig. 1. Schematische Abbildung des Gehörorgans eines Säugers (Mensch); gelb der Nervus acusticus, schwarz das Trommelfell; die drei halbkreisförmigen, zueinander senkrecht stehenden Bogengänge, die Schnecke und die Ohrmuschel erklären sich aus der Form von selbst; punktiert = Gehörknöchelchen. (Nach Ranke.)

Fig. 1*a*. Schematischer Durchschnitt durch das Cortische Organ des Meerschweinchens, Cavia cobaja. (Nach Wittmaack und Ranke kombiniert.)

Fig. 1*b*. Experimentelle Schädigung einer bestimmten Cortischen Partie durch Pfiffe bestimmter Höhe. (Nach Wittmaack.)

Fig. 1*c*. Lokalisation bestimmter Töne in den Windungen der Schnecke. (Nach Yoshi.)

Fig. 2. Schema eines Mikrophons als Modell („Organprojektion") der Gehör- und Erschütterungsapparate.

Fig. 2*a*. Musikinstrument, Xylophon oder Metallophon, mit verschieden langen, treppenförmig angeordneten Stäben zur Nachahmung des Cortischen Organs.

Fig. 3. Emys caspica, Schildkröte, *a* Kopf nach aufwärts gewendet, *b* verkehrt aufgehängt und rotiert mit kompensatorischer Kopfbewegung; *c* Ausbleiben der kompensatorischen Kopfbewegung nach Labyrinthexstirpation. (Nach Trendelenberg und Klein.)

Fig. 4. Ein Frosch gibt größeren Ausschlag mit dem Hinterbeine bei gleichzeitiger Schall- und Tasteinwirkung (*a*) als bei letzterer allein (*b*), selbst wenn diese stärker ist. (Nach Yerkes.)

Fig. 5. Amiurus nebulosus, ein hörender Fisch. (Zu Mayer und Hämpel, nach einer Zeichnung von Schreitmüller.)

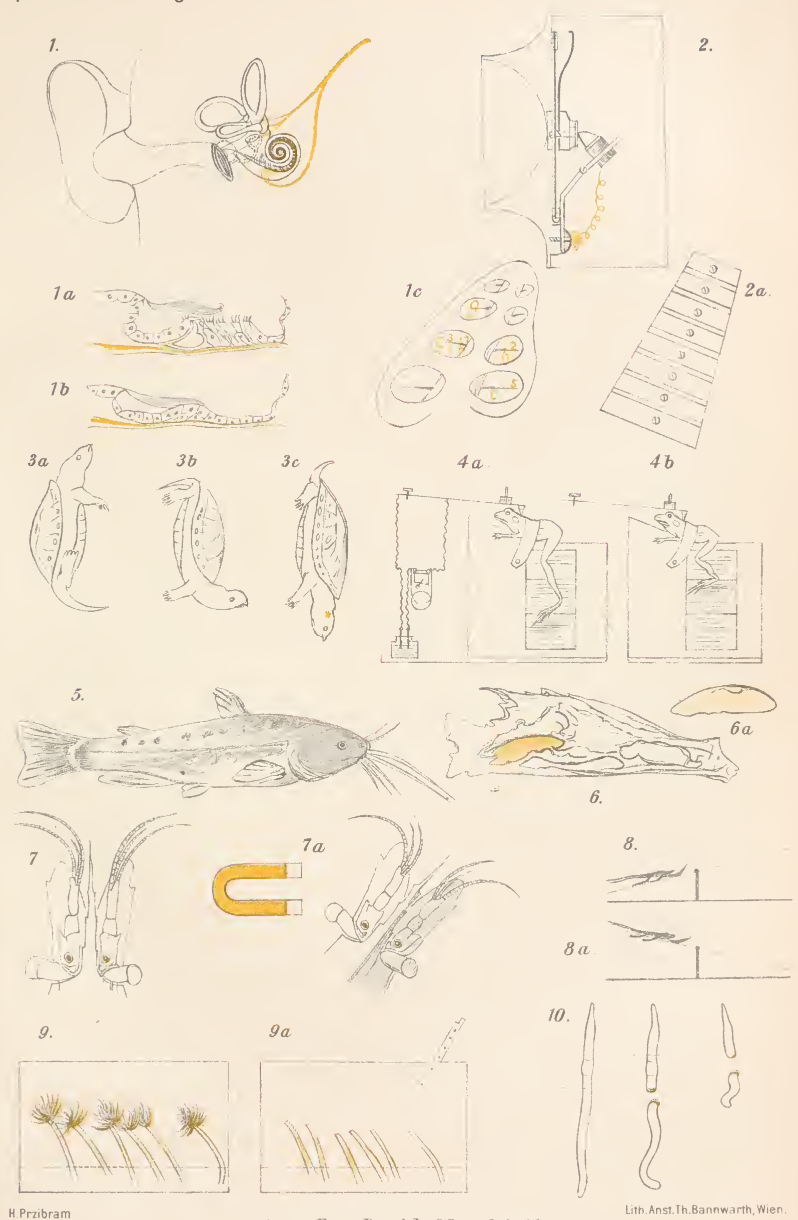
Fig. 6. Cynoscion regalis, ein im männlichen Geschlechte tonproduzierender Fisch, Schädel von rechts mit gelb eingezeichnetem Otolithen im Sacculus, *a* Otolith. (Nach Parker.)

Fig. 7. Palaemon, Kopf einer Krevette von oben mit gelb eingezeichneten Statocysten der ersten Antenne, welche durch Eisenfeilicht ersetzt werden können; *a* Neigung der Krevette nach der rechten Seite, wenn ein Magnet von links Anziehung auf den Eisenfeilicht ausübt. (Zu Kreidl.)

Fig. 8. Nepa, der Wasserskorpion kriecht auf einer Kippe aus tiefem Wasser normalerweise nach aufwärts; *a* nach Entfernung des abdominalen Sinnesorgans kann er dies nicht mehr. (Zu Baunacke.)

Fig. 9. Spirographis Spallanzanii, zieht beim Ertönen bestimmter Geräusche *a* den Kiemenkranz in das Gehäuse zurück. (Zu Winterstein.)

Fig. 10. Allobophora caliginosa, bloß der rückwärtige Teil eines entzweigeschnittenen Wurmes windet sich heftig, der vordere setzt seinen Weg unbekümmert fort. (Zu Norman.)



H. Przibram

Lith. Anst. Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke Wien u. Leipzig.

TAFEL V.

Kompensation (Mechanokorrelation).

Fig. 1. Cervus elaphus, Edelhirsch, ♂, Verteilung der Arterien (gelb) und der Venen (schwarz) an der rechten Geweihstange.

Fig. 1 β—δ. Lokalisation von Schutzverletzungen, schematisch durch schwarze Scheiben angedeutet, führen zu den unter 1 *b*—*d* gezeichneten Geweihmißbildungen. (Nach und zu Röhrig.)

Fig. 1 *a*. „Perückengeweih", durch Anschuß der Testikel entstehend, Naturfund. (Nach einem Stich von Riedinger.)

Fig. 1 *A*. Capreolus dorcas, Reh, ♂, Kopf von vorne mit dem durch Kastration erzeugten „Perückengeweih". (Nach Tandler.)

Fig. 2. Bufo viridis, Kaulquappe mit kleinen Hinterbeinen von unten;

Fig. 2 *a*. bei nicht operierten Quappen bricht in der Regel die rechtsseitige Vorderextremität (oder rechte und linke gleichzeitig) hervor;

Fig. 2 *b*. nach Abschnitt einer Hinterextremität bricht jedoch, insofern noch keine Regeneration eingetreten war, die Vorderextremität an der verletzten Seite (hier der linken) zuerst hervor;

Fig. 2 *c*. insofern jedoch bereits ein Regenerat des Beines aufgetreten war, kommt es zum früheren Durchbruche der entgegengesetzten Vorderextremität (hier der linken). (Nach Kammerer.)

Fig. 3. Rana temporaria, Schema der segmentalen Nervenanordnung Nerven weiß, *M* = Rückenmark, Stelle der späteren Operation, *I* = Ischiadicus, vordere Wurzel; Blutverteilung: gelb = arterielles, schwarz = venöses System. (Kombiniert aus mehreren Figuren von Hatschek-Cori und Gaupp-Ecker-Wiedersheim.)

Fig. 3 *a*. Gesteigerte Erregbarkeit des Beines der Gegenseite nach Durchschneidung der vorderen (motorischen) Wurzel des einen Ischiadicus. (Zu Matula.)

Fig. 4. Aeschna, Libellenlarve, von oben, geöffnet, Muskeln des Abdomens gestreift, Nervensystem schwarz.

Fig. 4 *a*. Verdopplung des spontanen Rhythmus der Hinterbeine einer Libellenlarve nach Durchtrennung der Ganglienkette vor dem dritten Thorakalganglion und Fixierung des anderen Hinterbeines.

Fig. 4 *b*. Libellenlarve von oben. (Nach und zu Matula.)

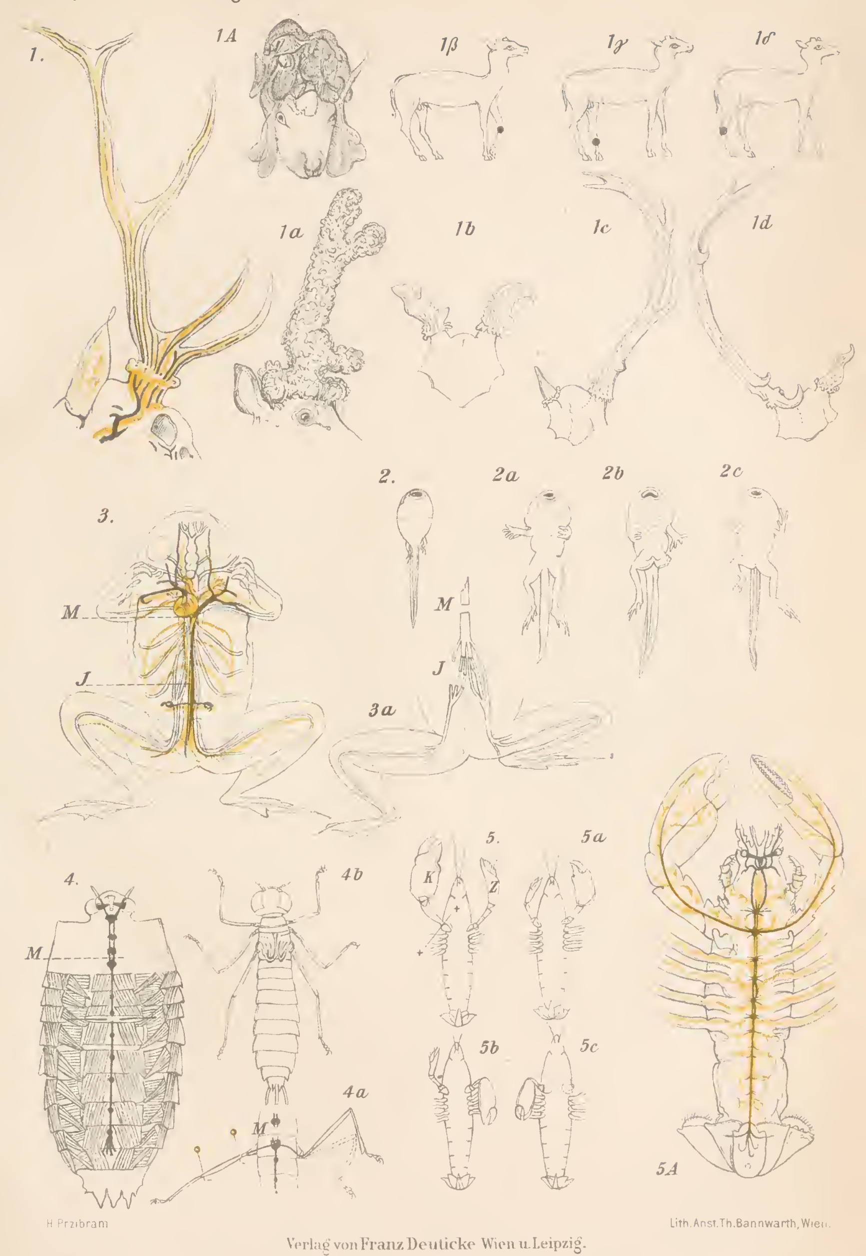
Fig. 5. Alpheus, Pistolenkrebschen, Schema zur „Scherenumkehr", von unten, *K* = Knackschere (hier rechts), *Z* = Zwickschere (hier links), ×—× Autotomiestelle.

Fig. 5 *a*. „Scherenumkehr" bei der auf die Autotomie der *K*-Schere folgenden Häutung.

Fig. 5 *b*. „Scherenumkehr" bei der auf die Autotomie der *K*-Schere und Nervendurchtrennung (Lähmung) der *Z*-Schere folgenden Häutung.

Fig. 5 *c*. „Direkte" Regeneration der *K*-Schere und Ausbleiben der Regeneration der *Z*-Schere bei der auf Autotomie und Nervendurchtrennung der *K*-Schere und Totalexstirpation der *Z*-Schere folgenden Häutung. (Zu Przibram.)

Fig. 5 *A*. Homarus vulgaris, Hummer, von unten geöffnet, schwarz = Nervensystem, gelb = Blutgefäßsystem. (Aus mehreren Figuren von Bronn kombiniert.)



H. Przibram

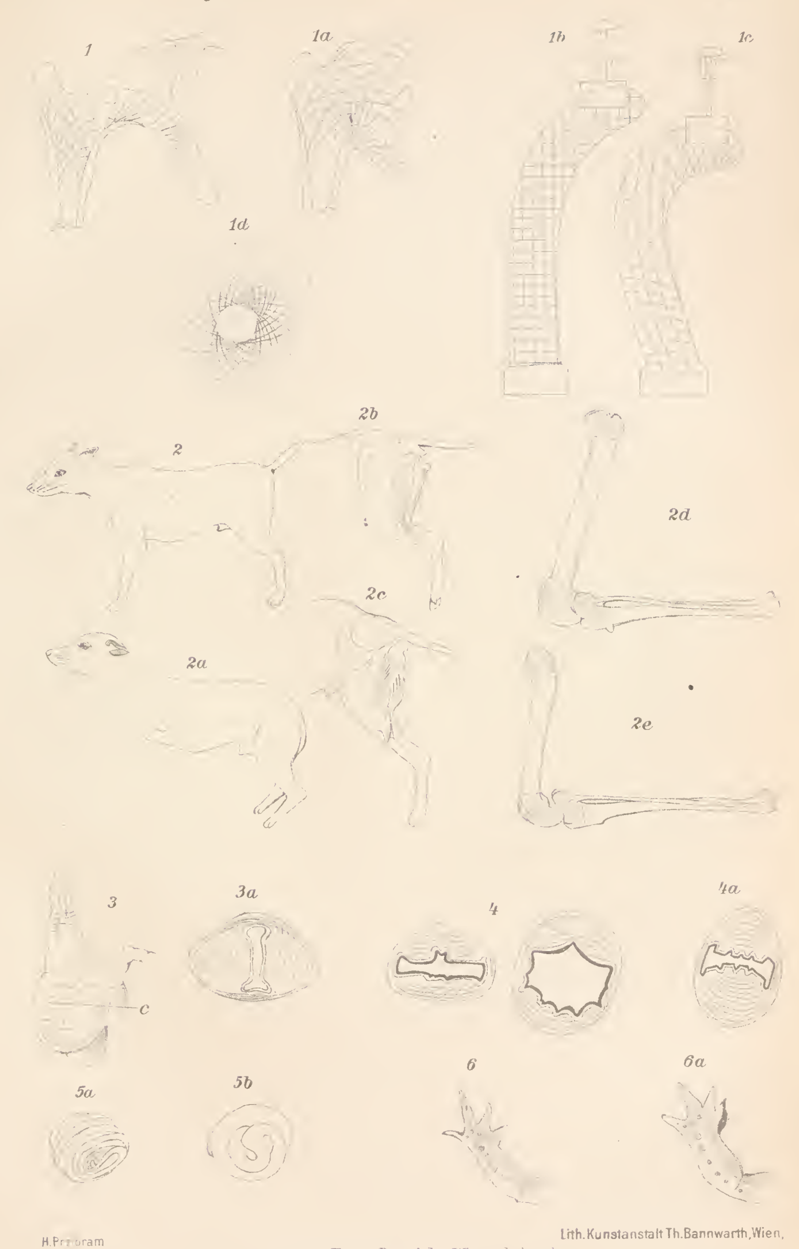
Lith. Anst. Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke Wien u. Leipzig.

TAFEL VI.

Funktionelle Anpassung (Mechanoadaptation).

Fig. 1. Normaler Verlauf der Knochenbalken am oberen rechten Oberschenkel des Menschen, von vorne gesehen, bei normaler Hüftpfanne.
Fig. 1*a*. Änderung des Trajektorienverlaufes bei knöcherner Verwachsung des Oberschenkelknochens mit dem Hüftknochen.
Fig. 1*b*. Modell aus Kautschuk zur Veranschaulichung der Trajektorienänderung bei Druckbeanspruchung.
Fig. 1*c*. herabgedrückt.
Fig. 1*d*. Modell zur Selbstdarstellung von Schubtrajektorien nach der Gummi-Stearin-Methode. (Nach Roux photographischen Tafeln und Modellen.)
Fig. 2. Canis familiaris, normaler Foxterrierhund,
Fig. 2*a*. nach Exartikulation beider Vorderextremitäten in der Jugend,
Fig. 2*b*. Muskulatur der rechten Hinterextremität von 2;
Fig. 2*c*. Muskulatur der rechten Hinterextremität von 2*a*;
Fig. 2*d*. Oberschenkel- und Unterschenkelknochen von 2;
Fig. 2*e*. Oberschenkel- und Unterschenkelknochen von 2*a*. (Zu und nach Fuld.)
Fig. 3. Anser cinereus, Gans, Magen, C = Reibmuskel,
Fig. 3*a*. Querschnitt durch den Muskelmagen. (Nach Schepelmann.)
Fig. 4. Larus argentatus, Silbermöve, Magen, Querschnitt im Freien gefangener Vögel;
Fig. 4*a*. Querschnitt des Magens einer 18 Tage mit Pflanzenkost gefütterten Möve. (Nach Brandes.)
Fig. 5. Rana esculenta, Teichfrosch, Darm,
Fig. 5*a*. der mit Pflanzenkost ernährten Quappen,
Fig. 5*b*. der mit Fleischkost ernährten Quappen. (Nach Babák.)
Fig. 6. Alytes obstetricans, Geburtshelferkröte, Vorderarm des normalen Männchens,
Fig. 6*a*. der dritten wasserlegenden Generation, Vorderarm des ♂ mit Brunftschwiele. (Nach Kammerer.)



H. Przibram
Lith. Kunstanstalt Th. Bannwarth, Wien.
Verlag von Franz Deuticke Wien u. Leipzig.

TAFEL VII.

Geruchs- und Geschmacksunterscheidung (Chemorezeption).

Fig. 1. Leander (= Palaemon) treillianus, Garneele, Kopf von oben mit der dreigeiseligen ersten „Geruchs“-Antenne und der eingeiseligen Außen- oder zweiten Antenne. (Nach Doflein.)

Fig. 2. Drosophila ampelophila, Fruchtfliege, Kopf von vorne, mit im Endgliede der linken Antenne punktiert eingezeichneter „Riechgrube“. (Nach Barrows.)

Fig. 3. Lasius flavus, gelbe Ameise, Ende der Fühlergeisel mit flaschenförmigen Geruchsorganen. (Nach Forel.)

Fig. 4. Camponotus, Ameisengattung, Arbeiterin von rechts, bei Abschnitt der Antennen friedliche Ameisenform. (Zu Forel, nach Leunis.)

Fig. 5. Myrmica, Ameisengattung, Arbeiterin von rechts, bei Abschnitt der Antennen rauflustige Ameisenform. (Zu Forel, aus Leunis.)

Fig. 6. Formica, Waldameise, einzelnes flaschenförmiges Organ aus der Antenne; der dunkle Teil mit Luft gefüllt, in noch viel stärkerer Vergrößerung als in der Fig. 3. (Nach Forel.)

Fig. 7. Saturnia carpini, kleines Nachtpfauenauge, ♂ und ♀ von oben, die Flügel der rechten Seite sind weggelassen, daneben der rechte Fühler jedes Geschlechtes stärker vergrößert. (Zu Forel, nach Berge-Rebel.)

Fig. 8. Polistes gallicus, Papierwespe, von oben. (Kombiniert aus Leunis und Taschenberg, zu Forel.)

Fig. 8*a*—*c*. Köpfe derselben Wespenart von vorne, Verhalten gegen eine honigbestrichene Nadel, *a* Zuwendung der normalen und *b* der der Mundorgane beraubten Wespe, *c* Gleichgültigkeit der beider Fühler beraubten Wespe. (Schema, zu Forel.)

Fig. 9. Amiurus nebulosus, Katzenwels, Kopf von oben mit den Augen, Nasengruben und Bartfäden.

Fig. 9*a*—*c*. Verhalten des Welses gegen einen in Tuch eingeschlagenen Köder, *a* Anlockung des normalen und *b* des der Bartfäden beraubten Welses, *c* Gleichgültigkeit des der Nervenverbindung des Geruchsorgans beraubten Welses. (Schema, zu Parker.)



H Przibram
Lith. Kunstanstalt Th. Bannwarth Wien,
Verlag von Franz Deuticke Wien u. Leipzig.

TAFEL VIII.

Innere Sekretion (Chemokorrelation).

a) Nicht geschlechtliche Drüsen. 1. Schilddrüse.

Fig. 1. Triton cristatus, Kammolch, von oben,

Fig. 1*a*. mangelhafte Regeneration des rechten Vorder- und des linken Hinterbeines nach Exstirpation der mittleren Schilddrüse,

Fig. 1*b*. normale Regeneration derselben Extremitäten bei einem mit Schilddrüse versehenen Exemplare.

Fig. 1*c*. Kopf und Brust von unten geöffnet, *I* bis *III* unterbrochene Linien = drei Arten der Schnittführung zur Exstirpation der Schilddrüse. (Nach Walter.)

Fig. 2. Canis familiaris, Haushund, 5 Monate alte Geschwister,

Fig. 2*a*. nach Exstirpation der Schilddrüse im vierten Monate,

Fig. 2*b*. normales Kontrolltier. (Nach Biedl.)

Fig. 3. Lepus cuniculus, Kaninchen, Kopf und Brust von unten geöffnet, Lage der Schilddrüse = Thyreoidea. (Nach Kükenthal.)

Fig. 4. Capra hirca, Hausziege, von vorne, vier Monate alte Geschwister,

Fig. 4*a*. nach Exstirpation der Schilddrüse am Ende der dritten Woche,

Fig. 4*b*. normales Kontrolltier. (Nach v. Eiselsberg.)

Fig. 5. Homo sapiens, ♀, von vorne,

Fig. 5*a*. 15jähriges Mädchen mit Myxödem (infolge von Schilddrüsenentartung, nämlich Verminderung des Jodthyreoglobulins), 35·8 *kg* schwer,

Fig. 5*b*. dasselbe Mädchen nach $3^1/_2$jähriger Schilddrüsenbehandlung, nach vorheriger Abnahme auf 26 *kg* jetzt 44 *kg* schwer. (Nach Photographien von Leopold-Lévi und H. de Rotschild.)



H Przibram

Lith. Kunstanstalt Th. Bannwarth, Wien,
Verlag von Franz Deuticke Wien u. Leipzig.

TAFEL IX.

Innere Sekretion: b) Sexualität (Chemokorrelation).

2. Sekundäre Geschlechtscharaktere.

Fig. 1. Triton cristatus, Kammolch, ♀ und ♂ in der Brunft. (Nach Hesse.)
Fig. 1*a*. Schwarzfärbung eines lichten ♂-Schwanzstreifens nach Transplantation auf ein ♀;
Fig. 1*b*. Schwarzfärbung und Erhebung eines gelben ♀-Rückenstreifens zum Kamme nach Transplantation auf ein ♂; die Sternchen bezeichnen den Bereich der Operation. (Zu und nach Bresca.)
Fig. 2. Rana temporaria, Grasfrosch, linke Hand von der Volarfläche
Fig. 2*a*. eines normalen brünftigen ♂,
Fig. 2*b*. eines kastrierten ♂ zu gleicher Jahreszeit,
Fig. 2*c*. eines mit Hodensaft gefütterten kastrierten ♂. (Nach Meisenheimer.)
Fig. 3. Anas boschas, Stockente, „Rouen"-Rasse, von der linken Seite; Männchen im Frühjahrskleid; 3 ♂ im Sommerkleid, 3 ♀ in normalem Zustande,
Fig. 3*a*. weiblicher Kastrat. (Nach Photographien von Goodale, koloriert nach dessen Beschreibungen.)
Fig. 4. Bos taurus, Hausrind, „Murbodener" Rasse, ♂ = Stier, ♀ = Kuh, *a* Schnitzkalbin = weiblicher Kastrat, *b* Ochs = männlicher Kastrat, *c* steriler weiblicher Zwilling. (Nach Tandler und Keller.)



H Przibram

Lith. Anst. Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke Wien u. Leipzig.

TAFEL X.

Innere Sekretion: b) Sexualität (Chemokorrelation).

3. Geschlechtsvertauschung.

Fig. 1. Cavia cobaja, Meerschweinchen, von rechts gesehen, *a* Männchen, *b* Weibchen, *c* männlicher Kastrat, *d* feminiertes Männchen *e* weiblicher Kastrat, *f* maskuliertes Weibchen (nach noch unveröffentlichten Originalphotogrammen, welche von E. Steinach für die Experimental-Zoologie zur Verfügung gestellt wurden), *g* Bauch eines normalen Männchens, *Mm* = die rudimentären Brustwarzen, *h* Bauchseite eines „feminierten" Männchens mit den durch die Haut kenntlichen transplantierten Ovarien = *Ov* und den großen Brustwarzen = *Mm*. (Nach Steinach.)

Fig. 2. Mus decumanus, Wanderratte, geöffneter Bauch von unten

Fig. 2*a*. eines vierwöchigen Männchens mit noch infantilen Geschlechtsorganen;

Fig. 2*c*. eines erwachsenen Frühkastraten mit infantil gebliebenen Geschlechtsorganen,

Fig. 2*i*. erwachsenen Kastraten mit autoplastisch eingeheiltem Hoden und vollkommen ausgebildeten sonstigen männlichen Geschlechtsorganen; *T* = Hoden, *Pr* = Prostata, *S* = Samenblasen in Fig. 2*a*—*i*. (Nach noch unveröffentlichten Originalzeichnungen, welche von E. Steinach für die Experimental-Zoologie zur Verfügung gestellt wurden.)

Fig. 3. Lymantria dispar, Schwammspinner, Raupe; die Lage der Keimdrüse als schwarzer Fleck eingezeichnet.

Fig. 3*a*. Männlicher Genitalapparat, dem nach Entnahme des Hodens (punktiert) die unterhalb der durch Sterne markierten Linie liegenden Vasa deferentia mit den Heroldschen Organen und die Kopulationsapparate verbleiben.

Fig. 3*b*. Männlicher Genitalapparat mit dem an dic Vasa deferentia angewachsenen Ovar, das in der Raupe an Stelle der Hoden eingeführt worden war. Die ausschlüpfenden Schmetterlinge haben keine Veränderung in ihrem Aussehen gegenüber normalen. (Vgl. Abbildung des normalen ♂ und ♀ in Experimental-Zoologie, 3., Phylogenese, Tafel XVIII, Fig. 4*a*.) (Nach Meisenheimer.)

Fig. 4. Inachus mauritanicus, Spinnenkrabbe, ♂ und ♀ von oben, alle Extremitäten bis auf die rechte Schere weggelassen;

Fig. 4*c*. Durch Sacculina „parasitisch kastriertes" Männchen; ebenso.

Fig. 4*e*. durch Sacculina „parasitisch kastriertes" Weibchen; ebenso.

Fig. 4*a*, *d*, *b*, *f*. Hinterleib der jeweils links davon abgebildeten Krabben. (Nach Smith.)

TAFEL XI.

Innere Sekretion: b) Sexualität (Chemokorrelation).

4. Geschlechtsbestimmung.

Fig. 1. Drosophila ampelophila, Obstfliege.

A. Ein rotäugiges Weibchen wird mit einem weißäugigen Männchen gepaart (und liefert bloß rotäugige Kinder).

B. Ihre rotäugige Tochter wird abermals mit einem weißäugigen Männchen gepaart.

C. Es resultieren bloß drei der möglichen vier Kombinationen zwischen Augenfarbe und Geschlecht: indem die in der Figur schwarzumränderten „rotäugigen Männchen" nicht zum Vorschein kommen (es sind also die übrigen Kombinationen zu je $^1/_3$ vorhanden). Eines der rotäugigen Weibchen wird nun abermals mit einem weißäugigen Bruder gepaart und ergibt dasselbe Verhältnis:

D. $^1/_3$ rotäugige Weibchen, $^1/_3$ weißäugige Weibchen, $^1/_3$ weißäugige Männchen. Daneben rechts, *b—d*, die Erklärung des Ausfalles der rotäugigen Männchen unter der Voraussetzung, daß dem ♂ ein Chromosom fehlt und das durch ein rotes *X* symbolisierte „Rotäugigkeit" erzeugende Chromosom allein nicht zur Lebensfähigkeit seines Trägers ausreicht.

1 *α*. Kurzflügelige Mutante der Obstfliege, welche mit einer gleichartigen unfruchtbar, mit der langflügeligen Obstfliege aber fruchtbar ist.

1 *β*. „Geschlechtskamm" am Vorderbeine der männlichen Obstfliege. (Nach Morgan kombiniert.)

Fig. 2. Apis mellifica, Honigbiene, *A* Königin der deutschen und Drohne der italienischen Abart ergeben gepaart *B* schwarze Drohnen (nämlich rein deutsche, da diese aus den unbefruchteten Eiern der Königin hervorgehen) und gelbe Arbeiterinnen (sowie Königinnen, da gelb über schwarz dominiert). (Kombiniert nach Taschenberg, zu div. Autoren: Dzierzon, Berlepsch, v. Siebold, Cuénot usf.)

Fig. 2 *a*. Unbefruchtetes „Drohnen"-Ei mit der Kopulationsspindel *K* der Vorkerne ohne Strahlung.

Fig. 2 *b*. Befruchtetes Ei der Biene, mit Spermastrahlung *Sp* und den unbeteiligten Richtungskörpern *R*. (Nach Petrunkewitsch.)



H. Przibram

Lith. Kunstanstalt Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke Wien u. Leipzig.

Fig. 2c. Receptaculum seminis der Bienenkönigin; am unpaaren Eileiter (*el*) münden die paarigen Eileiter oder Trompeten (*tr*, von welchen die rechte in der Figur abgeschnitten, die linke mit einem Ei gefüllt dargestellt ist) und der Samengang der Samenblase (*sbl*) ein; durch Kontraktion des Muskels *m* kann das Sperma in den Samengang „eingepumpt" werden. (Nach Breßlau.)

Fig. 3. Phylloxera caryaecaulis, Wurzellaus. *A* Stammutter legt in Blattgallen parthenogenetisch Eier *a*, aus welchen *B* geflügelte „Weibchenleger" (links) und „Männchenleger" (rechts) hervorgehen, welche wieder parthenogenetisch, erstere größere Eier (*b*), letztere kleinere Eier legen, welche *C* Geschlechtstiere liefern, aus deren Paarung große Eier hervorgehen *c*, welche nun wieder Stammmütter hervorgehen lassen. Zwischen den Abbildungen sind in entsprechenden Horizontalreihen die Chromosomenverhältnisse schematisch eingezeichnet: die oberhalb der gelben Linien erscheinenden Chromosomen werden ausgeschieden oder gehen sonst zugrunde. (Kombiniert nach Morgan.)

Fig. 4. Dinophilus apatris, ♀ und ♂; *a* Ovarium, stärker vergrößert, mit den größeren zu Weibchen und den kleineren zu Männchen werdenden Eiern. (Nach Korschelt.)

Fig. 5. Hydatina senta, Rädertier, ♀ und ♂. (Nach Weber.) Daneben rechts *A* bis *D* Schema der Sexualzyklen: Weibchen *A* entwickeln pathenogenetisch Eier *a*, welche in den ersten Gelege sich wieder parthenogenetisch fortpflanzende Rädertiere liefern, in den späteren Gelegen aber auch Exemplare *B* liefern, welche kleine männliche Eier und große weibliche Dauereier erzeugen, die der Befruchtung durch die Männchen bedürftig sind, um sich weiterzuentwickeln *C*. (Nach Morgan.)

TAFEL XII.

Innere Sekretion: c) Metamorphose (Chemokorrelation, zugleich Chemoadaptation).

Fig. 1. Rana temporaria, Grasfrosch, gleichalterige Kaulquappen gefüttert mit *a* Thyreoïdea, *b* Thymus, *c* Leber, *d* Muskel, *e* Nebenniere. (Nach Gudernatsch.)

Fig. 2. Salamandra maculosa, Feuersalamander.

a. Larvenauge mit dem gelben „Irisring".

b. Imaginalauge mit ganz schwarzer Iris.

c. Längsschnitt durch ein vor zwei Tagen in die Nackengegend transplantiertes Auge mit Degeneration.

d. Analoger Schnitt durch ein späteres Stadium des transplantierten Auges mit vollkommener Wiederaufdifferenzierung.

e—k. Kopf- und Nackenpartien von oben, letztere mit implantiertem Auge.

e. Junge, dem Uterus entnommene Larve mit implantiertem Auge einer älteren Larve.

f. Exemplar *e* nach der Metamorphose: gleichzeitiges Verschwinden des gelben „Irisringes" in allen Augen.

g. Ältere Larve mit implantiertem Auge einer jungen, dem Uterus entnommenen Larve.

h. Exemplar *g* nach der Metamorphose: gleichzeitiges Verschwinden des gelben „Irisringes" in allen Augen.

i. Junge Larve mit implantiertem Auge einer eben zur Metamorphose sich anschickenden Larve.

k. Exemplar *i* zur Zeit, da der Spender des transplantierten Auges sich verwandelt hat: das implantierte Auge hat ebenfalls den gelben „Irisring" verloren, nicht aber die eigenen Augen des Empfängers. (Nach und zu Uhlenhuth.)

l—n. Kopf- und Nackenpartien mit entfalteten Kiemen, von oben.

l. Normale Larve.

m. Larve, zwei Tage nach Implantation einer Kieme in die Nackengegend.

n. Dasselbe Exemplar: nach Ablauf der anfänglichen Degeneneration bis zur Metamorphose des Empfängers beibehaltene Form des Implantates.



Verlag von Franz Deuticke Wien u. Leipzig.

o. Dasselbe Exemplar, verwandelt, von der rechten Seite; bloß ein Höcker bezeichnet die zugleich mit den eigenen Kiemen des Empfängers rückgebildete implantierte Kieme. (Nach Kornfeld.)

p—u. Köpfe und Rümpfe, von oben, mit implantierten Hautstückchen.

p. Kurz vor der Metamorphose stehende Larve mit implantiertem Hautstück einer sehr jungen Larve.

q. Dasselbe Exemplar verwandelt; das transplantierte Hautstück hat den larvalen Charakter des Spenders noch beibehalten.

r. Larve mit eingesetztem Hautstück einer älteren Larve.

s. Dasselbe Exemplar, unverhältnismäßig lange im Larvenzustande verharrend; das transplantierte Hautstück hat sich bereits verwandelt.

t. Salamanderlarve mit eingesetztem Hautstück einer Axolotllarve.

u. Dasselbe Exemplar mit gleichzeitiger Verwandlung der Implantates (Nach und zu Weigl.)

1. a b c d e

2. a b c d

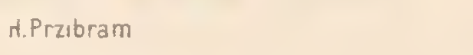
e f g h i k

l m n o

p q s u

r

t


H. Przibram

Lith. Anst. Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke Wien u. Leipzig.




G.E. STECHERT & Co.
(ALFRED HAFNER)
NEW YORK

